

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
ESCUELA DE CIENCIAS BIÓLOGICAS

Efectos del cambio climático en la distribución de libélulas
(Insecta : Odonata) en el Ecuador.

Disertación previa a la obtención del título de Licenciado en
Ciencias Biológicas

LUCAS MATEO BUSTAMANTE ENRÍQUEZ
Quito, 2013

CERTIFICACIÓN

Certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas del candidato Lucas Mateo Bustamante Enríquez ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Álvaro Barragán, Ms.C.

Director de la Disertación

Quito, 2013

**A mi madre,
la mujer que más admiro.**

AGRADECIMIENTOS

El agradecimiento más grande y de todo corazón va para a mi directora de tesis, Vero Crespo: su apoyo, apertura, ánimos, consejos, sugerencias, atención a tiempo completo, guía y sobretodo paciencia, hicieron posible que el presente trabajo termine exitosamente. Vero, soy tu primer estudiante de tesis y debo decirte que eres una gran persona, científica y guía: serás cada día más grande de lo que ya eres.

Mis sinceros agradecimientos para Álvaro Barragán, mi segundo director (¡sí!, tuve dos directores): gracias por aceptarme en el museo de invertebrados y darme una oportunidad totalmente nueva para mí. Gracias por tus comentarios y sugerencias, pero sobre todo, gracias por ser un profesor y tutor diferente que siempre pensó primero en sus estudiantes.

Mi enorme gratitud para Olivier Dangles: gracias por acogerme como un estudiante tuyo, por tu asistencia, valiosos consejos, apoyo, amistad y, sobre todo, por creer en mí.

Pablo Menéndez, Paula Iturralde, Roberto Kaslin, Belen Liger y Fernanda Salazar: gracias por su valioso tiempo, por el material que me facilitaron y sus grandes consejos.

Para Andrés Merino, revisor y tribunal de mi tesis, por tan acertados comentarios que hicieron más completo mi trabajo.

Un reconocimiento especial y agradecimiento infinito para mis amigos y tutores Juan Manuel Guayasamín y Elisa Bonaccorso: su continua ayuda, consejos, horas de atención, apoyo, dedicación, empeño por mi bienestar, pero sobre todo por su amistad,

hicieron que esté cada vez más motivado para salir adelante con el presente proyecto y en general, con lo que yo me proponga. Los admiro y aprecio muchísimo.

Gracias mil a Janeth Lesman, Jesús Muñoz y Jaime Culebras por sus sugerencias, consejos y correcciones. Sobre todo al Culebras, por tu apoyo constante para avanzar con mi tesis por más que estemos trabajando en cualquier bosque o estero.

A mi madre, mi padre y a mi hermanita, por apoyarme durante éste y todos los procesos de mi vida: su amor, comprensión y apertura siempre me motivarán para que yo pueda alcanzar todo lo que me proponga. Gracias papá por ser como un hermano y amigo para mí.

Para Alejandro Arteaga: mi hermano, amigo y socio. ¡Eres un genio compai! Gracias por compartir tus conocimientos e ideas. Será siempre un placer volar en lo más alto junto a vos.

A mi novia Diana, una de las personas más importantes que han llegado a mi vida. Gracias por tu constante apoyo para que termine mi tesis, la asistencia y compañía durante toda la carrera y las ilimitadas motivaciones para que acaricie todos mis sueños. Gracias por tu tiempo, paciencia, cuidado y amor.

A mis amigos que hicieron que toda la experiencia universitaria sea la mejor de mi vida: Ardi y Loja, son lo mejor amigos. Gracias igual para Chiqui, Majito, Carlitos, Vaka, Pancha, Cami, Liz, Toni, Rita y Paolo.

TABLA DE CONTENIDOS

1. RESUMEN	1
2. ABSTRACT	2
3. INTRODUCCIÓN	3
3.1. Cambio climático	3-4
3.2. Cambio climático y distribución de las especies	4-5
3.3. Modelos de distribución y factores limitantes del área de distribución	5-7
3.4. MAXENT (Maximum Entropy Modelling System)	7-8
3.5. Odonata y cambio climático	8-10
3.6. Objetivos	10
3.6.1 Objetivo general	10
3.6.2 Objetivos específicos	10-11
4 MATERIALES Y MÉTODOS	12
4.1 Preparación de los datos	12
4.2 Selección de especies	12-13
4.3 Manejo de los datos con sistemas de información geográfica	13
4.3.1 Variables ambientales	13
4.4 Modelamiento de distribución de especies	14
4.4.1 Elección del umbral de presencia en MAXENT	14-15
4.5 Modelamiento de la distribución a futuro	16
5 RESULTADOS	17
5.1 Modelo del presente	17-18
5.2 Modelo a futuro (2050)	19-20

6 DISCUSIÓN	21
6.1 Evaluación del modelo MAXENT	21-24
6.2 Predicciones del modelo MAXENT - presente	24-25
6.3 Predicciones del modelo MAXENT - futuro	25-28
7 CONCLUSIONES	29
8 RECOMENDACIONES	30
9 LITERATURA CITADA	31-43
10 FIGURAS	44
11 TABLAS	58
12 ANEXOS	63

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapas de distribución de <i>Oxyallagma dissidens</i>	45
Figura 2. Mapas de distribución de <i>Erythrodiplax fusca</i>	46
Figura 3. Mapas de distribución de <i>Hetaerina sanguinea</i>	47
Figura 4. Mapas de distribución de <i>Erythrodiplax umbrata</i>	48
Figura 5. Mapas de distribución de <i>Orthemis ferruginea</i>	49
Figura 6. Mapas de distribución de <i>Erythrodiplax ines</i>	50
Figura 7. Mapas de distribución de <i>Argia medullaris</i>	51
Figura 8. Mapas de distribución de <i>Cannaphila vibex</i>	52
Figura 9. Resultados de la prueba Jackknife: a) <i>Oxyallagma dissidens</i> , b) <i>Orthemis ferruginea</i> , c) <i>Erythrodiplax fusca</i> , d) <i>Erythrodiplax</i> <i>ines</i>	53
Figura 10. Resultados de la prueba Jackknife: a) <i>Argia medullaris</i> , b) <i>Hetaerina sanguinea</i> , c) <i>Erythrodiplax umbrata</i> , d) <i>Cannaphila vibex</i>	54
Figura 11. Mapa de deforestación del Ecuador.....	55
Figura 12. Mapa de la diferencia entre los resultados futuros y presentes de la variable “Precipitación del cuarto más cálido (18)”	56
Figura 13. Mapa de la diferencia entre los resultados futuros y presentes de la variable “Estacionalidad de la temperatura (4)”	57

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.	Variables ambientales usadas en el modelo MAXENT.	59
Tabla 2.	Valores AUC	60
Tabla 3.	Porcentaje de contribución de las Variables Ambientales al modelo MAXENT, para las ocho especies de libélulas.....	61
Tabla 4.	Valores de la prueba de contraste de hipótesis del valor de “p”	62

1. RESUMEN

El área de distribución de una especie es una compleja expresión de su ecología y su historia evolutiva. En los últimos años, se ha incrementado el interés en predecir los cambios en la distribución de las especies utilizando modelos de distribución. Las libélulas son uno de los mejores organismos modelo para el estudio del cambio climático, debido a que éste altera sus tasas de crecimiento, supervivencia, fecundidad y/o locomoción. Sin embargo, estudios de estos insectos en países tropicales son muy escasos.

El presente estudio usa el Algoritmo de Máxima Entropía (MAXENT), bajo el escenario SRES A2A generado por el modelo CGCM 2.0, para inferir la distribución presente y futura, al año 2050, de ocho especies de libélulas en Ecuador, con el fin de determinar el efecto del cambio climático en su ciclo de vida y sobre su distribución.

Los resultados obtenidos muestran que los parámetros de evaluación del modelo MAXENT usados en el presente estudio (análisis de contribución de variables ambientales, prueba de Jackknife, área bajo la curva ROC, prueba del valor de “p”) arrojaron buenos valores que dan soporte y validez a los análisis. Nuestros resultados sugieren que siete de las ocho especies de libélulas analizadas ampliarán su rango de distribución en el futuro, aumentando su dispersión y colonización de nuevos hábitats, siendo las variaciones en temperatura y precipitación los principales factores que determinan su distribución presente y futura. El modelo MAXENT resultó ser muy preciso y útil para este tipo de análisis.

PALABRAS CLAVES: Odonata, cambio climático, distribución de especies, MAXENT, modelos de nicho, modelos correlativos.

2. ABSTRACT

The range of a species is a complex expression of their ecology and evolutionary history. In recent years there has been increased interest in predicting changes in the distribution of species using distribution models. Dragonflies are one of the best model organisms for the study of climate change. Studies of these insects in tropical countries are scarce, although climate change alters their growth rates, survival, fecundity and / or locomotion.

This study uses the maximum entropy method (MAXENT), under the SRES A2A scenario generated by CGCM 2.0 model, to infer the present and future (year 2050) distribution of eight species of dragonflies in Ecuador, in order to determine the effect of climate change on their life cycle and distribution.

The results show that MAXENT model evaluation parameters used in this study (analysis of contribution of environmental variables, Jackknife test, area under the ROC curve, p-value test) showed good values that support and validate the analysis. Our results suggest that seven of the eight species of dragonflies analyzed expand its range in the future, increasing their dispersal and colonization of new habitats, with variations in temperature and precipitation, that are the main factors that determine their present and future distribution. The MAXENT model proved very accurate and useful for this analysis.

KEYWORDS: Odonata, climate change, species distribution, MAXENT, niche models, correlative models.

3. INTRODUCCIÓN

3.1 CAMBIO CLIMÁTICO

Aumentos en la temperatura, debidos a efectos de cambio climático, inevitablemente influyen tanto en organismos como en sus poblaciones (Flenner y Sahlén, 2008; Richter *et al.*, 2008). Se han descrito un gran número de ejemplos (Parmesan, 2006) acerca de las consecuencias ecológicas del cambio climático, principalmente concernientes a la alteración del rango de distribución geográfica y a los cambios fenológicos de los organismos (Flenner *et al.*, 2009; Parmesan, 2006; Walther *et al.*, 2002).

Coope (1995) sugirió tres posibles respuestas de las especies al cambio climático: 1) extinción, 2) adaptación a las nuevas condiciones y 3) migración hacia diferentes áreas con condiciones climáticas más favorables. Según Parmesan (2006), un gran número de estudios realizados en diferentes grupos taxonómicos, tanto en grupos de plantas como animales (insectos, aves, anfibios, corales, mamíferos, peces), respaldan estas respuestas, (Bale *et al.*, 2002; Beever *et al.*, 2003; Chen *et al.*, 2009; Chen *et al.*, 2011; Flenner y Sahlén, 2008; Hoegh-Guldberg, 1999; Hoegh-Guldberg, 2005; Johnston *et al.*, 1972; Parmesan, 2006; Perry *et al.*, 2005; Pounds *et al.*, 2006; Pounds *et al.*, 1999; Roessig *et al.*, 2004; Wilkinson, 2000). Restricciones de distribución y extinciones también ocurren, pero son más difíciles de detectar porque ameritan más esfuerzo de muestreo y registros para probar verdaderas ausencias de una especie en determinado hábitat (Thomas *et al.*, 2006).

Las variaciones en la distribución, fisiología, dinámica poblacional y fenología como respuesta a cambios ambientales han sido muy estudiadas en insectos, debido

principalmente a su rápido ciclo de generación y a sus altas tasas reproductivas (Söndgerath *et al.*, 2012). Diversos estudios (Adamo y Lovett, 2011; Braune *et al.*, 2008; Clausnitzer *et al.*, 2012; Chen *et al.*, 2009; Chen *et al.*, 2011; Dingemanse y Kalkman, 2008; Flenner *et al.*, 2009; Flenner y Sahlén, 2008; Hoffmann, 2010; Menéndez, 2007; Söndgerath *et al.*, 2012) nos brindan ejemplos de cómo la estructura de las comunidades de insectos se ven afectadas por variaciones en el clima, que van desde cambios en la fenología y distribución hasta cambios evolutivos a nivel poblacional (Menéndez, 2007).

3.2 CAMBIO CLIMÁTICO Y DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES

El área de distribución de una especie es una compleja expresión de su ecología y su historia evolutiva, determinada por diversos factores como: condiciones abióticas, factores bióticos, regiones accesibles a la especie por dispersión desde su área original y la capacidad evolutiva de las poblaciones para adaptarse a nuevas condiciones, las cuales actúan a diferentes escalas e intensidad (Soberon y Peterson, 2005). En los últimos años, se ha incrementado el interés en predecir los cambios en la distribución de las especies utilizando modelos de distribución (Pearson y Dawson, 2003). Estos modelos nos ayudan a predecir el rango geográfico de las especies, cambios en la distribución desde el pasado hasta eventos climáticos futuros y a investigar la especiación y divergencia de nicho (Lozier *et al.*, 2009). Estas capacidades son de gran importancia para la conservación y manejo de las especies.

La cuantificación de las relaciones entre las especies y el ambiente, representa el núcleo de los modelos predictivos en ecología (Liger, 2010). El objetivo de los modelos de

distribución es predecir áreas que presentan las condiciones ambientales apropiadas para la supervivencia de las especies; es decir, su nicho fundamental (Liger, 2010; Ward, 2007). Es por esto que en los últimos años, los modelos sobre distribución de especies se han hecho muy comunes en diferentes estudios de biogeografía, biología de la conservación, ecología, paleoecología, manejo de plagas, especies invasivas y conservación de fauna silvestre (Elith *et al.*, 2006; Guisan y Thuiller, 2005; Guisan y Zimmermann, 2000; Liger, 2010; Phillips *et al.*, 2006; Segurado y Araujo, 2004; Ward, 2007). Los modelos de distribución están directamente relacionados con observaciones en el campo (ej. puntos de presencia y/o ausencia) y variables ambientales (ej. diferentes combinaciones de variables climáticas asociadas a la temperatura y la precipitación), cuyos resultados infieren la posible distribución de las especies, ya sea en el presente, pasado o futuro (Guisan y Thuiller, 2005; Guisan y Zimmermann, 2000; Liger, 2010).

3.3 MODELOS DE DISTRIBUCIÓN Y FACTORES LIMITANTES DEL ÁREA DE DISTRIBUCIÓN

Desde que Ferrier (1984) implementó el uso de los modelos de distribución, se han ido desarrollando diferentes avances tecnológicos en ciencias estadísticas, computación y ecología aplicada para dar soporte a los modelos (Guisan y Thuiller, 2005; Guisan y Zimmermann, 2000; Liger, 2010). Es imprescindible conocer todos los factores que delimitan la distribución de una especie para tratar de inferir con mayor precisión su nicho fundamental y realizado. Existen diferentes modificaciones en la distribución de una especie, que pueden ser por ejemplo: ampliaciones, reducciones, desplazamiento,

fragmentación, entre otros (Liger, 2010; Zunino y Zullini, 2003), generados por factores ambientales, ecológicos y antropogénicos.

En el caso de las especies ectotérmicas, uno de los principales factores limitantes de su distribución y dispersión es la temperatura (Menéndez, 2007). Por lo cual, variaciones específicas en temperatura como estacionalidad y cambio climático serán factores que limitan directamente su área de distribución (Liger, 2010; Zunino y Zullini, 2003).

Existen dos enfoques principales para predecir los efectos del cambio climático sobre los rangos de distribución de las especies: los modelos correlativos y los mecanísticos (Buckley *et al.*, 2010 ; Richter *et al.*, 2008). Los modelos mecanísticos o fisiológicos evalúan los aspectos fisiológicos de las especies para poder determinar las condiciones ambientales ideales para su persistencia y se basan en observaciones realizadas en el campo o en pruebas de laboratorio (Morin y Thuiller, 2009; Söndgerath *et al.*, 2012). Estos modelos son específicos para cada especie, donde su distribución está definida por un conjunto de funciones que describen el desempeño o valor adaptativo de la especie en relación a variables ambientales (Hijmans y Graham, 2006). Este tipo de modelo es considerado óptimo debido a que la distribución potencial, es el resultado de una relación que se da entre el clima y la fisiología de la especie (Guisan y Zimmermann, 2000; Hijmans y Graham, 2006).

Por otro lado, los modelos correlativos o estadísticos son una herramienta importante para predecir los efectos del cambio climático sobre los rangos de distribución de las especies (Buckley *et al.*, 2010; Richter *et al.*, 2008). Estos modelos, relacionan el

área de distribución de las especies y su medio ambiente (Söndgerath *et al.*, 2012) utilizando diversos métodos para inferir los requisitos ambientales de las mismas, principalmente relacionados al clima, basándose en su distribución geográfica actual. Esta información es posteriormente utilizada para predecir rangos de distribuciones actuales y futuros (Elith y Leathwick, 2009). Estos modelos son además muy atractivos y utilizados porque no requieren información fisiológica y se pueden aplicar a cualquier especie sobre la que se tenga información de su distribución. Sin embargo, son modelos que involucran un proceso experimental más complejo y de mediano-largo plazo, lo cual puede limitar su aplicabilidad de acuerdo a los recursos disponibles y objetivos de cada estudio

3.4 MAXENT (Maximum Entropy Modelling System)

Existen diferentes métodos disponibles para generar mapas de aptitud de hábitat para las especies, la diferencia entre los métodos está en la calidad y tipos de datos disponibles (Liger, 2010). El sistema de modelamiento de máxima entropía (*Maximum Entropy Modelling System*, MAXENT) y el algoritmo genético para predicción de sets de reglas (*Genetic Algorithm for Rule-Set Prediction*, GARP) son métodos que usan solo datos de presencia para elaborar los modelos (Brotons *et al.*, 2004; Liger, 2010; Phillips *et al.*, 2006), por lo cual, estos métodos son muy útiles cuando se realizan estudios en base a registros de museo, los mismos que solo nos proporcionan datos de presencia.

MAXENT es un mecanismo correlativo que calcula la distribución potencial de las especies mediante la probabilidad de máxima entropía, que significa lo más cercano a uniforme (Liger, 2010; Phillips *et al.*, 2006; Ward, 2007). MAXENT solamente utiliza datos de presencia, donde las celdas del área de estudio son la probabilidad de distribución,

las celdas con datos de presencia son los puntos de muestreo y las variables que se usan para elaborar el modelo son las variables ambientales o de cualquier tipo (ej. carreteras, ríos) (Liger, 2010; Phillips *et al.*, 2006).

El modelo MAXENT busca condiciones ambientales similares a los puntos de presencia ingresados para inferir en qué otras localidades las especies podrían estar distribuidas. Mientras más registros de presencia se usen para correr el modelo de distribución, más aproximado va a estar el modelo al nicho fundamental (Phillips *et al.*, 2006) porque se tiene un pool más amplio de información que facilita al modelo generar datos más apegados a la realidad. Asimismo, al no poseer datos de ausencia, MAXENT genera “pseudoausencias”, que son puntos escogidos al azar por el programa y en base a los registros ingresados (Phillips *et al.*, 2006). De tal manera que se compara el modelo con estos datos generados al azar, y no con ausencias reales (Phillips *et al.*, 2006), con el fin de estimar con más precisión las localidades donde pueden o no estar distribuidas las especies.

3.5 ODONATA Y CAMBIO CLIMÁTICO

Entre los insectos, las libélulas (Odonata) son uno de los mejores organismos modelo para el estudio del cambio climático (Flenner y Sahlén, 2008). Esto se debe a que son un componente clave en la composición de especies en ecosistemas de agua dulce, son sensibles a cambios en ecosistemas terrestres (los adultos son predadores en aire y tierra) y acuáticos (desarrollo de la fase larvaria), son abundantes en todos los continentes (exceptuando en la Antártida) con una especial riqueza de especies especializada en los trópicos y finalmente, y en comparación con otros grupos de insectos, son

taxonómicamente bastante estudiados, fáciles de identificar y de muestrear (Clausnitzer *et al.*, 2012; Clausnitzer *et al.*, 2009; Kalkman *et al.*, 2008).

La mayor parte de estudios acerca de los efectos del cambio climático sobre los odonatos han sido realizados en latitudes mayores a los 30° N/S (Braune *et al.*, 2008; Corbet *et al.*, 2006; Dingemanse y Kalkman, 2008; Flenner *et al.*, 2009; Flenner y Sahlén, 2008; Kalkman *et al.*, 2004; Richter *et al.*, 2008; Söndgerath *et al.*, 2012; Termaat *et al.*, 2010). Es muy fácil, por ejemplo, detectar cambios en la fenología de libélulas de esta región debido a la sincronización de sus ciclos reproductivos con la marcada estacionalidad presente a estas latitudes, siendo la temperatura y el fotoperiodo los principales factores a considerar (Braune *et al.*, 2008).

Por el contrario, los estudios en países tropicales son mucho más escasos (Hoffmann, 2010). En estas latitudes, las especies no tienen regulado sus ciclos de vida por la ausencia de la estacionalidad en fotoperiodo y temperatura. Esto provoca que sus tasas de crecimiento sean mucho más lentas en comparación con las de latitudes mayores (Flenner *et al.*, 2009). El cambio climático, sin embargo, también alterará a los odonatos en los trópicos causando cambios en sus tasas de crecimiento, supervivencia, fecundidad y/o locomoción.

Ecuador posee una diversidad de aproximadamente 340 especies de libélulas descritas formalmente y agrupadas en 14 familias (Paulson, 2012). Sin embargo, se estima que el número refleja menos de la tercera parte de la diversidad existente. Esto se debe

principalmente a la falta de colecciones científicas y que existen muchos registros en colecciones privadas que no han sido publicadas. Ecuador es muy rico en recursos hídricos, especialmente en cuerpos de agua permanentes, los cuales tienen estabilidad y poca probabilidad de desecación en épocas de sequía. Estas características, junto a la alta variación en el rango de elevación, permite que se formen diferentes ecosistemas idóneos para la diversificación de odonata (Haber y Wagner, 2012).

El presente estudio pretende ampliar los pocos análisis existentes (Hoffmann, 2010) sobre la distribución presente y futura de odonata en regiones tropicales y evaluar el posible impacto del cambio climático sobre su distribución.

3.6 OBJETIVOS

3.6.1 Objetivo general

- Determinar el efecto del cambio climático en ocho especies de libélulas en el Ecuador, usando modelos correlativos para analizar los diferentes cambios en su distribución potencial presente y futura.

3.6.2 Objetivos específicos

- De acuerdo a registros de presencia de libélulas, determinar si los escenarios de cambio climático usados arrojan condiciones ambientales idóneas o no para su distribución potencial en el presente y futuro.
- Probar los modelos correlativos como herramienta para la inferencia de la distribución de ocho especies de libélulas en el Ecuador.

- Generar mapas de distribución actual y futura con la distribución posible de poblaciones de cada especie.
- Comparar los mapas resultantes del presente y futuro entre cada especie y cuantificar diferencias de su distribución potencial.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

Para inferir la distribución actual y evaluar el posible efecto del cambio climático en la distribución futura de las especies de libélulas en el Ecuador se realizó el modelamiento de distribución de especies (MDE), en base a registro de presencias obtenidos en colecciones de historia natural. Estos registros se combinan con variables ambientales gracias a la aplicación de algoritmos matemáticos usados para inferir la distribución actual y también para proyectarlos a escenarios climáticos a futuro.

4.1 PREPARACIÓN DE LOS DATOS

Los datos de presencia utilizados para éste trabajo fueron obtenidos de la Sección de Invertebrados del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ-I). La base de datos usada para el presente estudio contiene especímenes colectados desde el año 1935 hasta el 2010, con aproximadamente 1500 especímenes de Odonatos.

4.2 SELECCIÓN DE ESPECIES

Para el presente estudio, se utilizaron 66 registros que abarcan un total de 8 especies de libélulas: *Oxyallagma dissidens*, *Erythrodiplax ines*, *Cannaphila vibex*, *Argia medullaris*, *Hetaerina sanguinea*, *Erythrodiplax umbrata*, *Orthemis ferruginea* y *Erythrodiplax fusca* (Anexo 1).

Para realizar la selección de especies y asegurar la viabilidad de los modelos de distribución se utilizaron los siguientes criterios:

1. **Por número significativo de registros:** Se eliminaron las especies con menos de 4 registros de ocurrencia y cuyos registros de distribución presentaban puntos demasiados cercanos (distancia menor a 1 km) (Pearson *et al.*, 2006). Esta selección se realizó en ArcView GIS 3.2, ubicando las coordenadas en el mapa y usando la herramienta de la regla para determinar la distancia entre punto y punto.
2. **Por distribuciones inconsistentes:** Se eliminaron los registros cuyas coordenadas no eran consistentes con la localidad de registro de la especie (levantamiento de información errónea, errores en la base de datos, etc).

4.3 MANEJO DE LOS DATOS CON SISTEMAS DE INFORMACIÓN GEOGRÁFICA

4.3.1 VARIABLES AMBIENTALES

Las variables ambientales se obtuvieron como capas climáticas digitales de la base de datos Wordclim (Hijmans *et al.*, 2005). Estas capas se generan gracias a promedios mensuales de temperatura y precipitación tomados por estaciones climáticas entre el período de 1950-2001 y están disponibles a distintas resoluciones. En nuestro caso utilizamos capas con 30 segundos geográficos de resolución, lo que representa aproximadamente 1km² (Hijmans *et al.*, 2005). Esta base de datos consta de 19 variables bioclimáticas (once variables de temperatura y ocho variables de precipitación) en formato ASCII (Tabla 1). Con el fin de comparar resultados con trabajos similares (Liger, 2010; Mateo *et al.*, 2013; Mateo *et al.*, 2012), utilizamos las 19 variables ambientales.

4.4 MODELAMIENTO DE DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES

El algoritmo matemático usado fue el de Máxima Entropía (MaxEnt), a través del programa MaxEnt 3.3.3 (Phillips *et al.*, 2006), debido a que: 1) sólo requiere datos de presencia y variables ecobiogeográficas, 2) puede utilizar datos continuos y categóricos en las variables ecobiogeográficas, 3) trabaja en base a algoritmos eficientes que garantizan la convergencia en la probabilidad óptima (la de máxima entropía), y 4) el mapa resultante es continuo (Apezteguia, 2006; Phillips *et al.*, 2006)

4.4.1 ELECCIÓN DEL UMBRAL DE PRESENCIA EN MAXENT

Los umbrales son valores que transforman los resultados de los modelos de distribución de especies de probabilidades de ocurrencia de las especies a presencias y ausencias de las mismas (Liu *et al.*, 2005).

Existen dos formas de clasificar umbrales para establecer un modelo MaxEnt: de manera subjetiva y de manera objetiva, siendo la objetiva la más precisa porque no es arbitraria, sino que tiende a optimizar la concordancia entre la distribución real y la predicha por modelos (Liu *et al.*, 2005). Según Liu y colaboradores (2005), uno de los umbrales más usados para modelos de distribución es el “*Maximum training sensitivity plus specificity (G)*”, que es el umbral usado en el presente estudio. Es el umbral con la mayor proporción de presencias predichas como presencias como también con la mayor proporción de ausencias predichas como ausencias. El umbral (G) es recomendado para estudios como éste, con muestras pequeñas en los que no se usan datos de entrenamiento (Pearson *et al.*, 2006).

Para saber si el modelo corrido en MaxEnt es confiable, se usaron los resultados de las curvas ROC (*receiver operating characteristics*). La curva ROC es un gráfico donde el eje y expresa sensibilidad o fracción de verdaderos positivos y el eje x la fracción de los falsos negativos. En el presente estudio, los falsos negativos, que siguiendo el criterio estándar son 10.000, son generados aleatoriamente por MAXENT y se llaman “pseudoausencias”, debido a que no poseemos registros de ausencias (Liger, 2010; Phillips *et al.*, 2006). Cuanto más próxima es una curva ROC a la esquina superior izquierda, más alta es la exactitud global de la prueba (Manel *et al.*, 2001). Las curvas ROC son independientes de los umbrales. El área bajo la curva ROC se llama AUC, que representa una medida global de la exactitud de la prueba e indica la probabilidad de obtener verdaderos positivos y falsos negativos en el modelo. Cuando el AUC es mayor o igual a 0,5 es confiable y óptimo cuando es 1 (Segurado *et al.*, 2006). En este caso aplicamos el criterio de (Swets, 1988), que determina que los valores de $AUC < 0,7$ son bajos, $> 0,7$ razonables y $> 0,9$ buenos, debido a que los resultados de AUC de nuestro estudio son valores altos y mayores a 0,7.

Debido a que nuestros registros por cada especie son menores a 25, también se evaluó el modelo usando la prueba de contraste de hipótesis del valor de “p”. Esta prueba evalúa qué tan preciso es el modelo, descartando la posibilidad que la predicción sea significativamente diferente a un modelo generado completamente al azar (hipótesis nula). Cuando el valor de “p” es igual o menor a 0.05, se rechaza la hipótesis nula, por lo cual, mientras más pequeño sea el valor de “p”, tendremos una precisión más alta del modelo (Pearson *et al.*, 2006).

4.5 MODELAMIENTO DE LA DISTRIBUCIÓN A FUTURO

La predicción de la distribución de las especies a futuro se realizó con capas climáticas del 2050, por ser un escenario futuro ideal para modelos climáticos a mediano plazo, por no ser tan cercano como el 2020 ni tan lejano como el 2080. Se usó el escenario SRES A2A (que predice un incremento climático pesimista pero más cercano a la realidad) generado por el modelo general de circulación (CGCM 2.0) (Flato *et al.*, 2000; Hijmans *et al.*, 2005; Liger, 2010). Este escenario predice un aumento en la media global de la temperatura de 1,92 °C para el año 2050 y es el modelo más utilizado en literatura científica para estudios en insectos y plagas agrícolas (Arnell *et al.*, 2004; Liger, 2010). No existe un modelo ideal para modelamiento, el investigador escoge su o sus modelos de acuerdo a los datos disponibles y a las comparaciones que necesite realizar con sus resultados. Las capas de predicción fueron obtenidas de la página web: <http://www.ccafs-climate.org/data/> - International Centre for Tropical Agriculture (CIAT) and The CGIAR Research Program on Climate Change, Agriculture and Food Security (CCAFS).

5. RESULTADOS

5.1 MODELO DEL PRESENTE

Las figuras de la uno a la ocho muestran los mapas de distribución al presente de las ocho especies de libélulas usadas para el análisis e inferidas por el modelo MAXENT con el umbral “*Maximum training sensitivity plus specificity (G)*”. Entre la distribución de las ocho especies, *Oxyallagma dissidens* y *Erythrodiplax ines* presentan la distribución más limitada, restringida a los Valles Interandinos a lo largo de todo el país. Mientras que *Cannaphila vibex* y *Argia medullaris* son las especies con la distribución más extendida y que ocupan el mayor número de ecosistemas, repartidas desde los Andes hasta bosques de estribaciones occidentales y orientales. Por otro lado, las cuatro especies restantes (*Hetaerina sanguinea*, *Erythrodiplax umbrata*, *Orthemis ferruginea*, *Erythrodiplax fusca*) mantienen una distribución en tierras bajas, a ambos lados de la cordillera de los Andes.

Los valores AUC para todas las especies fueron mayores a 0,75, demostrando un buen ajuste del modelo. Siendo buenos ($> 0,9$) con valores de 0,984 para *O. dissidens* y 0,923 para *E. umbrata* y razonables ($> 0,7$) con valores de 0,882 para *O. ferruginea*, 0,843 para *E. fusca*, 0,866 para *E. ines*, 0,881 para *A. medullaris*, 0,824 para *H. sanguinea*, y 0,754 para *C. vibex* (Tabla 2).

El análisis de la contribución de las variables ambientales muestra que la variable “*precipitación del cuarto más cálido*” (#18) es la que más contribuye a explicar la distribución de las especies, siendo la variable principal de tres especies y la segunda de

una especie. Las variables “*Rango de temperatura media mensual*” (#2), “*Precipitación del cuarto más húmedo*” (#16), “*Temperatura media del cuarto más cálido*” (#10) y “*Estacionalidad de la temperatura*” (#4) contribuyen también de manera importante en la distribución de las especies, manteniendo valores altos en el análisis (Tabla 3).

El resultado de los análisis de la prueba Jackknife confirma la importancia de las variables “*precipitación del cuarto más cálido*” (#18) y “*Estacionalidad de la temperatura*” (#4), al igual que en el análisis de contribución de variables ambientales. Cuando el modelo Jackknife es corrido con una sola variable, la “*precipitación del cuarto más cálido*” (#18) es la variable que más contribuye a la ganancia del modelo total (en tres de las ocho especies), seguida por la variable “*Rango de temperatura media mensual*” (#2) (en dos de las ocho especies). Por otro lado, si se elimina una variable del modelo, “*precipitación del cuarto más cálido*” (#18) vuelve a ser la variable más importante representando la mayor pérdida (en tres de las ocho especies), seguida por la variable “*Estacionalidad de la temperatura*” (#4) (en dos de las ocho especies) (Figura 9 y 10).

En la prueba de contraste de hipótesis del valor de “p”, el valor de “p” (Tabla 4) muestra que la mayoría de especies tiene un valor de “p” menor a 0.05, descartando la posibilidad que la predicción sea igual a un modelo generado completamente al azar (hipótesis nula), a excepción de *Argia medullaris*, *Erythrodiplax ines* y *Erythrodiplax umbrata*.

5.2 MODELOS FUTUROS AL AÑO 2050

Entre las ocho especies analizadas con el modelo MAXENT a futuro, la única que restringirá su distribución es *Oxyallagma dissidens*, con una reducción del 40% de su distribución actual inferida. Desaparece casi por completo de los valles interandinos orientales, con excepción de un pequeño remanente poblacional en la parte nororiental. Sin embargo, mantendrá su distribución en los valles interandinos del centro y noroccidente del Ecuador (Figura 1).

Las siete especies restantes ampliarán su distribución según del modelo para el 2050. *Erythrodiplax fusca*, *Hetaerina sanguinea*, *Erythrodiplax umbrata* tendrán una distribución muy similar en el modelo futuro, con una ligera ampliación de rango no mayor al 12% en promedio de su distribución actual hacia los bosques de alta Amazonía y bosques lluviosos de la costa. *Erythrodiplax umbrata* incluirá además gran parte del bosque seco (Figura 2, 3 y 4).

Orthemis ferruginea ampliará su distribución en un 21%, con una ligera expansión en los bosques lluviosos noroccidental y el bosque seco suroccidental, al igual que en los bosques pie montanos de los andes suroccidentales. En lado oriental, se distribuirá por la Amazonía en su totalidad, desde la Amazonía alta hasta el bosque lluvioso amazónico en la frontera con Perú y Colombia (Figura 5).

El rango de distribución de *Erythrodiplax ines* se expandirá en un 55%. Sin embargo, esta expansión se dará casi en su totalidad hacia la Amazonía, cubriendo por completo el oriente ecuatoriano a excepción de pequeños parches en el extremo norte y centro (Figura 6).

Cannaphila vibex y *Argia medullaris* expanden su distribución futura en una proporción del 40% de la actual, ocupando la mayor parte del bosque amazónico y gran parte de los bosques lluviosos de la costa, en el caso particular de *Argia medullaris* (Figura 7 y 8).

6. DISCUSIÓN

6.1 EVALUACIÓN DEL MODELO MAXENT

La distribución de las especies es una compleja interacción entre su ecología e historia evolutiva, determinada por diversos factores bióticos y abióticos (Pearson y Dawson, 2003; Soberon y Peterson, 2005). Los avances tecnológicos de los últimos años nos han permitido un notorio avance en el desarrollo de diferentes programas de modelamiento de distribución de especies, acceso a datos climáticos presentes e históricos y la capacidad de tomar datos de campo con extrema precisión, ayudándonos a inferir con mayor certeza el área virtual de la distribución de las especies, cada vez más cercana a su distribución real.

Entre los diferentes programas que nos ayudan a entender e inferir la distribución de las especies, uno de los más usados es MAXENT, principalmente porque se puede trabajar solamente con datos de presencia (Sobek-Swant *et al.*, 2012; Syfert *et al.*, 2013; Yackulic *et al.*, 2012; Yang *et al.*, 2013). En el presente estudio, así como en gran parte de análisis, solamente se cuenta con datos de presencia debido a la dificultad de obtener datos fiables de ausencia. Los datos de ausencia de una especie en un hábitat determinado se debe principalmente a dos factores: que verdaderamente la especie no está presente o que es una falsa ausencia, debido a la falta de esfuerzo de muestreo (Hassall, 2012). Los muestreos y colecciones científicas de fauna realizados en Ecuador están en su mayoría restringidos a áreas cercanas a las carreteras, a bosques conocidos y de fácil acceso (Donoso *et al.*, 2009). Adicionalmente, si consideramos la gran diversidad de especies, tipos de ecosistemas y

micro hábitats en el Ecuador, tener un muestreo significativo que nos permita afirmar ausencias de especies es poco probable, mucho más difícil aún con insectos. Otra de las ventajas que nos proporciona el trabajar solo con datos de presencia es que se puede hacer este tipo de modelos trabajando solamente con registros de museo, sin que haya la necesidad de realizar salidas de campo, como en el presente estudio. Finalmente, como en todos los modelos de nicho, no se requirió trabajar con datos fisiológicos, los cuales involucran un proceso experimental más complejo, de largo plazo y pueden ser difíciles de obtener.

El modelo MAXENT está evaluado por diferentes estimadores, siendo el área bajo la curva (AUC) uno de los más importantes. *Erythrodiplax umbrata*, *Oxyallagma dissidens* son las únicas especies que tienen un AUC mayor a 0.9, las seis restantes están en la categoría razonable, lo cual hace confiable nuestro modelo y le da mayor validez.

Los otros dos estimadores importantes para evaluar el modelo MAXENT son el análisis de la contribución de las variables ambientales y la prueba Jackknife. Tanto variables de temperatura y precipitación fueron determinantes para explicar la distribución de las libélulas analizadas (ver Resultados). Siendo las libélulas animales poiquiloterms (regulan su temperatura corporal a través de mecanismos externos) es comprensible que las variables de temperatura sean de gran peso en el modelo. Por otro lado, su reproducción depende por completo de cuerpos de agua, razón principal por la cual la precipitación es también determinante. El tener consenso de las variables más importantes entre el análisis

de la contribución de las variables ambientales y de la prueba Jackknife da más soporte y validez al presente modelo.

La contribución de las variables ambientales está marcada principalmente por dos variables, una de temperatura y otra de precipitación que son: “Precipitación del cuarto más cálido (18)” y “Estacionalidad de la temperatura (4)”. Esto quiere decir que la distribución potencial de la mitad de las especies que aumentan su distribución a futuro, va a depender en mayor proporción de cambios en la temperatura y la otra mitad en cambios en la precipitación.

La figura 12 muestra un escenario a futuro de la variable “Precipitación del cuarto más cálido (18)”, donde podemos concluir que las especies que su distribución sea principalmente determinada por la precipitación, estarán distribuidas mayoritariamente en los bosques del centro-norte de la costa y centro-sur del oriente, como se ve claramente en el caso de: *E. fusca*, *H. sanguinea*, *A. medullaris* y *E. umbrata*.

Por otro lado, la figura 13 muestra un escenario a futuro de la variable “Estacionalidad de la temperatura (4)”, donde podemos concluir que las especies que su distribución sea principalmente determinada por la estabilidad en la temperatura, estarán distribuidas mayoritariamente en los bosques del centro-sur de la costa y centro-norte del oriente, como se ve claramente en el caso de: *E. inex*, *O. ferruginea* y *C. vibex*.

Las libélulas son insectos que dependen principalmente de la temperatura del ambiente y del viento, la cual les ayuda a mantener el abdomen con hemolinfa lo suficientemente caliente para una actividad de vuelo regular, indispensable para patrullar los sitios de anidación (De Marco Jr *et al.*, 2005). El exceso y falta de calor son controlados

a través de la postura de las libélulas al percharse: ocultando del sol el abdomen y tratando de repartir la hemolinfa caliente por todo el cuerpo (en caso de mucho calor) o exponiendo el abdomen directamente al sol (en caso de frío). *E. fusca*, *H. sanguinea*, *A. medullaris* y *E. umbrata* tienen mejores habilidades de termorregulación, por lo cual pueden pasar más tiempo en vuelo, cuidando los sitios de apareamiento y de desove de las hembras, lo que hace que su dispersión dependa más del aumento de la precipitación que genera nuevos cuerpos de agua (De Marco Jr y Resende, 2004). Por otro lado, *E. inex*, *O. ferruginea* y *C. vibex* necesitan de condiciones de temperatura más estables porque les cuesta más trabajo estabilizar su temperatura. Sin su temperatura estable, no podrán cuidar los sitios de reproducción y desove (De Marco Jr y Resende, 2004). En consecuencia, estas últimas especies son menos territoriales y los sitios de reproducción y desove son menos específicos porque destinan la mayor cantidad de energía en estabilizar su termorregulación.

6.2 PREDICCIÓNES DEL MODELO MAXENT - PRESENTE

Una de las características que presenta MAXENT que puede ocasionar dificultades, al momento de comparar los modelos realizados con la distribución real de las especies, es que solamente trabaja con variables ambientales (Hijmans y Graham, 2006). Al considerar únicamente condiciones medioambientales (precipitación y temperatura), se deja a un lado los factores no climáticos que también influyen en la distribución de las especies (Liger, 2010), por lo que la zona de presencia predicha por el modelo (lo más cercano al nicho fundamental) no necesariamente representa el nicho realizado (espacio real que ocupa un organismo y los recursos que puede acceder como resultado de las presiones que ejercen

otros organismos, como competencia, predación, enfermedades (Kearney y Porter, 2004)) de las libélulas. Cabe recalcar que el resultado del modelo MAXENT es un área virtual de la distribución de las libélulas. Donde el modelo dice que la abundancia es cero, quiere decir que las variables ambientales que las libélulas necesitan para completar su ciclo de vida no se encuentran en esos puntos específicos (Kearney y Porter, 2004; Liger, 2010) o por otros diferentes factores ajenos a las predicciones del modelo, como: falta de esfuerzo de muestreo en esas zonas, erradicación de las especies en la zona deforestación, erradicación por competencia, predación, etc.

Los resultados de la prueba de contraste de hipótesis del valor de “p” explican la probabilidad de que los resultados obtenidos (el valor de “p”, Tabla 3) en los modelos sean debidos al azar (Pearson *et al.*, 2006). Los resultados explican que para todas las especies los modelos son mejor que al azar con un $p < 0.05$, a excepción de las especies *Argia medullaris*, *Erythrodiplax ines* y *Erythrodiplax umbrata*, con las cuales no podemos decir que el modelo predijo las localidades eliminadas mejor que al azar. Una vez más, el resultado del valor de “p” para estas tres especies se puede atribuir a que la baja cantidad de registros que se usaron para el modelo eran de hábitats muy heterogéneos.

6.3 PREDICCIÓNES DEL MODELO A FUTURO

El cambio climático global ha impactado un amplio número de regiones naturales, incluidos los cuerpos acuáticos, sitios de reproducción de las libélulas. La temperatura media global ha aumentado en 0.6°C desde 1970 hasta el 2005 (Hoffmann, 2010) y para el

2100, el Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC) predice un incremento en la temperatura media desde 1 hasta 5°C (Meehl *et al.*, 2007).

Estos cambios en la temperatura pueden afectar la conducta y fisiología de los insectos (Estay *et al.*, 2009; Harrington *et al.*, 2001; Merrill *et al.*, 2008). A pesar de que la mayoría de estos cambios van a ser negativos para muchas especies (contracción del rango de distribución, migración hacia diferentes áreas con condiciones climáticas favorables o extinción), en el caso particular de las libélulas y de algunas especies de insectos vinculadas a cuerpos de agua en zonas tropicales, el cambio climático puede ser favorable debido principalmente a que se generan nuevos cuerpos de agua y hábitats disponibles (Hoffmann, 2010), propiciando una búsqueda y colonización de nuevos sitios de reproducción, como lo corrobora el presente y otros estudios (Adamo y Lovett, 2011; Hoffmann, 2010).

Oxyallagma dissidens es la única especie que restringirá su distribución en el modelo a futuro. Se debe principalmente porque su distribución es alto andina, lo cual bajo diferentes escenarios de aumento de temperatura, debe seguir subiendo altitudinalmente para encontrar su temperatura óptima (sobre los 3100m de altitud), reduciendo cada vez más sus poblaciones en zonas de menor altitud (que inicialmente era desde los 1850m de altitud), como ha sido propuesto por Chen y colaboradores (2009 y 2011).

Según los resultados del modelo, todas las otras especies ampliarán su distribución. Los poquísimos estudios existentes en Odonatos neotropicales (Hoffmann, 2010) confirman que en los últimos años las libélulas han reaccionado positivamente a los

aumentos de temperatura y precipitaciones, sobre todo las especies que poseen una distribución que abarca las tierras bajas y ecosistemas andinos. El cada vez más marcado deshielo de los glaciares de los Andes y el aumento de lluvias ha hecho que se creen más cuerpos de agua permanentes en diferentes ecosistemas, cada vez en zonas más altas. Esto, junto al aumento de temperatura, han estimulado una tasa de reproducción cada vez más alta en libélulas y por ende una expansión en su distribución (Flenner *et al.*, 2009; Hoffmann, 2010). Sin embargo, estudios fenológicos, han demostrado también un cambio en los tiempos de vuelo de estas especies. Uno de los efectos principales de las variaciones climáticas en los trópicos es la contracción o dilatación de las épocas secas y lluviosas, motivo por el cual las libélulas mueven también su tiempo de vuelo de acuerdo a estos cambios (Hoffmann, 2010).

Cabe recalcar también que, pese a que los mapas a futuro indican una ampliación potencial del rango de distribución en casi todas las especies, hay otros factores externos que pueden limitar esta expansión. Sin duda alguna, la tasa de deforestación es una de las principales, debido a que limita los corredores de bosque idóneos para la colonización de nuevos hábitats. En la Figura 11, podemos ver el mapa de deforestación del Ecuador, donde la zona norte de la Amazonía y del Chocó son las más afectadas, seguidas por las estribaciones de los andes y los bosques del sur del país. Por lo tanto, pese que las condiciones ambientales en estos bosques, tanto para presente y futuro, son idóneas para la distribución de las especies analizadas, factores externos como la deforestación van a dificultar que las libélulas ocupen estas áreas. Algunos estudios (Hofhansl y Schneeweih, 2005) muestran que en zonas deforestadas se generan de igual forma cuerpos de agua, lo

cual propicia abundancia de ciertas especies de libélulas. Sin embargo, solamente las especies pioneras, como *E. fusca* y *O. ferruginea*, logran colonizar estas zonas alteradas, mientras que para las especies de bosque, *C. vibex*, es imposible.

7. CONCLUSIONES

- Se pudo generar mapas de inferencia de distribución presente y futura de libélulas en el Ecuador utilizando solamente registros de presencia, donde el modelo MAXENT resultó idóneo para este tipo de análisis.
- Los parámetros de evaluación del modelo MAXENT usados en el presente estudio (análisis de contribución de variables ambientales, prueba de Jackknife, área bajo la curva ROC, prueba del valor de “p”) arrojaron altos soportes que dieron más validez a los análisis.
- Siete de las ocho especies de libélulas analizadas ampliarán su rango de distribución en el futuro, según los resultados del modelo MAXENT, aumentando su dispersión y colonización de nuevos hábitats.
- Las comparaciones entre los mapas del presente con los del futuro arrojaron diferencias significativas en la distribución potencial de las libélulas.
- Las variables “Precipitación del cuarto más cálido (18)” y “Estacionalidad de la temperatura (4)” son las que más contribuyeron a la inferencia del área de distribución potencial de las especies.
- A pesar que ciertos hábitats reúnan condiciones ambientales idóneas para la distribución potencial de las especies de libélulas, la deforestación puede dificultar la dispersión y colonización de los mismos.

8. RECOMENDACIONES

- Mejorar los muestreos de libélulas en lugares donde no se tiene registros, con el fin de aumentar el pool de los datos a analizar y mejorar la precisión de la inferencia de los modelos, eliminando sesgos y ajustándolo cada vez más a la realidad.
- Comparar los resultados del presente estudio con futuros análisis similares en países vecinos, donde la mayoría de las especies también están presentes, para evaluar los resultados obtenidos y aumentar precisión de los modelos para las especies analizadas.
- Realizar estudios complementarios en libélulas a nivel ecológico, taxonómico, molecular, fisiológico, etc. para aumentar el conocimiento multidisciplinario de este grupo de insectos en el país.
- Desarrollar e incorporar modelos mecanísticos a los análisis de distribución de las especies de libélulas en el Ecuador en futuros estudios, con el fin de mejorar la precisión de los resultados.

9. LITERATURA CITADA

Adamo, S. y Lovett, M. (2011). "Some like it hot: the effects of climate change on reproduction, immune function and disease resistance in the cricket *Gryllus texensis*". The Journal of Experimental Biology, 214(12): 1997-2004.

Apezteguia, A. (2006). "Elaboración de modelos de distribución geográfica de micromamíferos voladores y uso de herramientas de Sistemas de Información Geográfica para priorizar áreas de investigación en la Amazonía del Ecuador.". Disertación previa a la obtención del título de Licenciatura en Ciencias Biológicas(Universidad Católica del Ecuador): Quito-Ecuador.

Arnell, N., Livermore, M. J. L., Kovats, S., Levy, P. E., Nicholls, R., Parry, M. L. y Gaffin, S. R. (2004). "Climate and socio-economic scenarios for global-scale climate change impacts assessments: characterising the SRES storylines". Global Environmental Change, 14(1): 3-20.

Bale, J., Masters, G., Hodkinson, I., Awmack, C. y Bezemer, T. (2002). "Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores". Glob. Change Biol, 8: 1–16.

Beever, E., Brussard, P. y Berger, J. (2003). "Patterns of apparent extirpation among isolated populations of pikas (*Ochotona princeps*) in the Great Basin". J. Mammal., 84: 37–54.

Braune, E., Richter, O., Söndgerath, D. y Suhling, F. (2008). "Voltinism flexibility of a riverine dragonfly along thermal gradients". Global Change Biology, 14: 470–482.

Brotons, L., Thuiller, W., Araújo, M. B. y Hirzel, A. H. (2004). "Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability". Ecography, 27(4): 437-448.

Buckley, L. B., Urban, M. C., Angilletta, M. J., Crozier, L. G., Rissler, L. J. y Sears, M. W. (2010). "Can mechanism inform species' distribution models?". Ecology letters, 13(8): 1041-1054.

Clausnitzer, V., Dijkstra, K. D. B., Koch, R., Boudot, J. P., Darwall, W. R. T., Kipping, J., Samraoui, B., Samways, M. J., Simaika, J. P. y Suhling, F. (2012). "Focus on African freshwaters: hotspots of dragonfly diversity and conservation concern". Frontiers in Ecology and the Environment, 10(3): 129-134.

Clausnitzer, V., Kalkman, V. J., Ram, M., Collen, B., Baillie, J. E. M., Bedjanič, M., Darwall, W. R. T., Dijkstra, K. D. B., Dow, R. y Hawking, J. (2009). "Odonata enter the

biodiversity crisis debate: the first global assessment of an insect group". *Biological Conservation*, 142(8): 1864-1869.

Coope, G. (1995). "Insect faunas in ice age environments: why so little extinction? Extinction Rates". Oxford University Press, New York: 55-74.

Corbet, P. S., Suhling, F. y Söndgerath, D. (2006). "Voltinism of Odonata: a review". *International Journal of Odonatology*, 9: 1-44.

Chen, I.-C., Shiu, H.-J., Benedick, S., Holloway, J. D., Chey, V. K., Barlow, H. S., Hill, J. K. y Thomas, C. D. (2009). "Elevation increases in moth assemblages over 42 years on a tropical mountain". *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(5): 1479-1483.

Chen, I., Hill, J. K., Shiu, H.-J., Holloway, J. D., Benedick, S., Chey, V. K., Barlow, H. S. y Thomas, C. D. (2011). "Asymmetric boundary shifts of tropical montane Lepidoptera over four decades of climate warming". *Global Ecology and Biogeography*, 20(1): 34-45.

De Marco Jr, P., Latini, A. O. y Resende, D. C. (2005). "Thermoregulatory constraints on behavior: patterns in a Neotropical dragonfly assemblage". *Neotropical Entomology*, 34(2): 155-162.

De Marco Jr, P. y Resende, D. (2004). "Cues for territory choice in two tropical dragonflies". *Neotropical Entomology*, 33(4): 397-401.

Dingemanse, N. J. y Kalkman, V. J. (2008). "Changing temperature regimes have advanced the phenology of Odonata in the Netherlands". *Ecological Entomology*: 1-9.

Donoso, D., Salazar, F., Maza, F., Cárdenas, R. y Dangles, O. (2009). "Diversity and distribution of type specimens deposited in the Invertebrate section of the Museum of Zoology QCAZ, Quito, Ecuador". *Annales de la Société Entomologique de France*, 45(4): 437-454.

Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., J Hijmans, R., Huettmann, F., R Leathwick, J., Lehmann, A., Li, J. y G Lohmann, L. (2006). "Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data". *Ecography*, 29(2): 129-151.

Elith, J. y Leathwick, J. R. (2009). "Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time". *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40: 677-697.

Estay, S., Lima, M. y Labra, F. (2009). "Predicting insect pest status under climate change scenarios: combining experimental data and population dynamics modelling". *Journal of Applied Entomology*, 133(7): 491-499.

Ferrier, S. (1984). "The status of the Rufous Scrub-Bird (*Atrichornis rufescens*): habitat, geographical variation and abundance". Tesis de Doctorado de la Universidad de Nueva Inglaterra, Armidale, Australia.

Flato, G. M., Boer, G., Lee, W., McFarlane, N., Ramsden, D., Reader, M. y Weaver, A. (2000). "The Canadian Centre for Climate Modelling and Analysis global coupled model and its climate". *Climate Dynamics*, 16(6): 451-467.

Flenner, I., Richter, O. y Suhling, F. (2009). "Rising temperature and development in dragonfly populations at different latitudes". *Freshwater Biology*, 55(2): 397-410.

Flenner, I. y Sahlén, G. (2008). "Dragonfly community re-organisation in boreal forest lakes: rapid species turnover driven by climate change?". *Insect Conservation and Diversity*, 1(3): 169-179.

Guisan, A. y Thuiller, W. (2005). "Predicting species distribution: offering more than simple habitat models". *Ecology letters*, 8(9): 993-1009.

Guisan, A. y Zimmermann, N. E. (2000). "Predictive habitat distribution models in ecology". *Ecological Modelling*, 135(2): 147-186.

Harrington, R., Fleming, R. A. y Woiwod, I. P. (2001). "Climate change impacts on insect management and conservation in temperate regions: can they be predicted?". *Agricultural and Forest Entomology*, 3(4): 233-240.

Hassall, C. (2012). "Predicting the distributions of under-recorded Odonata using species distribution models". *Insect Conservation and Diversity*, 5(3): 192-201.

Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. y Jarvis, A. (2005). "Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas". *International journal of climatology*, 25(15): 1965-1978.

Hijmans, R. J. y Graham, C. H. (2006). "The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions". *Global Change Biology*, 12(12): 2272-2281.

Hoegh-Guldberg, O. (1999). "Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs". *Mar. Freshw. Res*, 50: 839–866.

Hoegh-Guldberg, O. (2005). "Marine ecosystems and climate change". See Lovejoy y Hannah 2005: 256–271.

Hoffmann, J. (2010). "Do climate changes influence dispersal and population dynamics of dragonflies in the western Peruvian Andes?". *BioRisk*, 5: 47–72.

Hofhansl, F. y Schneeweih, S. (2005). "Banderillas: Effects of deforestation on dragonflies (Insecta, Odonata) in the Pacific lowland of Costa Rica". *Neotropical Entomology*, 34(2): 155-162.

Johnston, R., Niles, D. y Rohwer, S. (1972). "Hermon Bumpus and natural selection in the house sparrow *Passer domesticus*". *Evolution*, 26: 20-31.

Kalkman, V. J., Clausnitzer, V., Dijkstra, K. D. B., Orr, A. G., Paulson, D. R. y van Tol, J. (2008). "Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater". *Hydrobiologia*, 595: 351-363.

Kalkman, V. J., van Pelt, G. J., Dumont, H. J., Haritonov, A. Y. y Tailly, M. (2004). "Critical species of Odonata in Turkey, Iran and the Caucasus". *International Journal of Odonatology*, 7(2): 325-339.

Kearney, M. y Porter, W. (2004). "Mapping the fundamental niche: physiology, and the distribution of a nocturnal". *Ecology*, 85: 3119-3131.

Liger, M. B. (2010). "Elaboración de Mapas predictivos de riesgo de infestación de tres especies de polillas de la papa (Lepidoptera: Gelechiidae)". Disertación previa a la obtención del título de Licenciatura en Ciencias Biológicas(Universidad Católica del Ecuador): Quito-Ecuador.

Liu, C., Berry, P. M., Dawson, T. P. y Pearson, R. G. (2005). "Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions". *Ecography*, 28(3): 385-393.

Lozier, J., Aniello, P. y Hickerson, M. (2009). "Predicting the distribution of Sasquatch in western North America: anything goes with ecological niche modelling". *Journal of Biogeography*, 36(9): 1623-1627.

Manel, S., Williams, H. C. y Ormerod, S. J. (2001). "Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence". *Journal of applied ecology*, 38(5): 921-931.

Mateo, R. G., de la Estrella, M., Felicísimo, Á. M., Muñoz, J. y Guisan, A. (2013). "A new spin on a compositionalist predictive modelling framework for conservation planning: A tropical case study in Ecuador". *Biological Conservation*, 160: 150-161.

Mateo, R. G., Felicísimo, Á. M., Pottier, J., Guisan, A. y Muñoz, J. (2012). "Do Stacked Species Distribution Models Reflect Altitudinal Diversity Patterns?". *PloS One*, 7(3): e32586.

Meehl, G., Stocker, T., Collins, W., Friedlingstein, P., Gaye, A., Gregory, J., Kitoh, A., Knutti, R., Murphy, J. y Noda, A. (2007). "Climate change 2007: The physical science basis". Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change: 747-846.

Menéndez, R. (2007). "How are insects responding to global warming?". *Tijdschrift voor Entomologie*, 150: 355–365.

Merrill, R. M., Gutiérrez, D., Lewis, O. T., Gutiérrez, J., Díez, S. B. y Wilson, R. J. (2008). "Combined effects of climate and biotic interactions on the elevational range of a phytophagous insect". *Journal of Animal Ecology*, 77(1): 145-155.

Morin, X. y Thuiller, W. (2009). "Comparing niche – and process – based models to reduce prediction uncertainty in species range shifts under climate change". *Ecology*, 90(5): 1301-1313.

Parmesan, C. (2006). "Ecological and evolutionary responses to recent climate change". *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*: 637-669.

Pearson, R. G. y Dawson, T. P. (2003). "Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful?". *Global Ecology and Biogeography*, 12(5): 361-371.

Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M. y Townsend Peterson, A. (2006). "Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar". *Journal of Biogeography*, 34(1): 102-117.

Perry, A., Low, P., Ellis, J. y Reynolds, J. (2005). "Climate change and distribution shifts in marine fishes". *Science*, 308: 1912–1915.

Phillips, S. J., Anderson, R. P. y Schapire, R. E. (2006). "Maximum entropy modeling of species geographic distributions". *Ecological Modelling*, 190(3): 231-259.

Pounds, J., Bustamante, M., Coloma, L., Consuegra, J. y Fogden, M. (2006). "Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming". *Nature*, 439: 161–167.

Pounds, J., Fogden, M. y Campbell, J. (1999). "Biological response to climate change on a tropical mountain". *Nature*, 398: 611–615.

Richter, O., Suhling, F., Müller, O. y Kern, D. (2008). "A model for predicting the emergence of dragonflies in a changing climate". *Freshwater Biology*, 53(9): 1868-1880.

Roessig, J., Woodley, C., Cech, J. y Hansen, L. (2004). "Effects of global climate change on marine and estuarine fishes". *Rev. Fish Biol. Fish.*, 14: 215–275.

Segurado, P., Araújo, M. y Kunin, W. (2006). "Consequences of spatial autocorrelation for niche-based models". *Journal of Applied Ecology*, 43: 433-444.

Segurado, P. y Araujo, M. B. (2004). "An evaluation of methods for modelling species distributions". *Journal of Biogeography*, 31(10): 1555-1568.

Sobek-Swant, S., Kluza, D. A., Cuddington, K. y Lyons, D. B. (2012). "Potential distribution of emerald ash borer: What can we learn from ecological niche models using Maxent and GARP?". *Forest Ecology and Management*, 281: 23-31.

Soberon, J. y Peterson, A. T. (2005). "Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas". *Biodiversity Informatics*, 2: 1-10.

Söndgerath, D., Rummland, J. y Suhling, F. (2012). "Large spatial scale effects of rising temperatures: modelling a dragonfly's life cycle and range throughout Europe". *Insect Conservation and Diversity*: 1-9.

Swets, J. (1988). "Measuring the Accuracy of Diagnostic Systems". *Science*, 240: 1285-1293.

Syfert, M. M., Smith, M. J. y Coomes, D. A. (2013). "The effects of sampling bias and model complexity on the predictive performance of MaxEnt species distribution models". *PloS one*, 8(2): e55158.

Termaat, T., Kalkman, V. y Bouwman, J. (2010). "Changes in the range of dragonflies in the Netherlands and the possible role of temperature change". *Monitoring climatic change with dragonflies*. *BioRisk*, 5: 155-173.

Thomas, C. D., Franco, A. y Hill, J. K. (2006). "Range retractions and extinction in the face of climate warming". *Trends in Ecology & Evolution*, 21(8): 415-416.

Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J. M., Hoegh-Guldberg, O. y Bairlein, F. (2002). "Ecological responses to recent climate change". *Nature*, 416(6879): 389-395.

Ward, D. F. (2007). "Modelling the potential geographic distribution of invasive ant species in New Zealand". *Biological Invasions*, 9(6): 723-735.

Wilkinson, C. (2000). "Global Coral Reef Monitoring Network: Status of Coral Reefs of the World in 2000". Townsville, Qld, Aust. Inst. Mar. Sci.

Yackulic, C. B., Chandler, R., Zipkin, E. F., Royle, J. A., Nichols, J. D., Campbell Grant, E. H. y Veran, S. (2012). "Presence-only modelling using MAXENT: when can we trust the inferences?". *Methods in Ecology and Evolution*.

Yang, X.-Q., Kushwaha, S., Saran, S., Xu, J. y Roy, P. (2013). "Maxent modeling for predicting the potential distribution of medicinal plant, *Justicia adhatoda* L. in Lesser Himalayan foothills". Ecological Engineering, 51: 83-87.

Zunino, M. y Zullini, A. (2003). Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución, Fondo de Cultura Económica, México.

10. FIGURAS

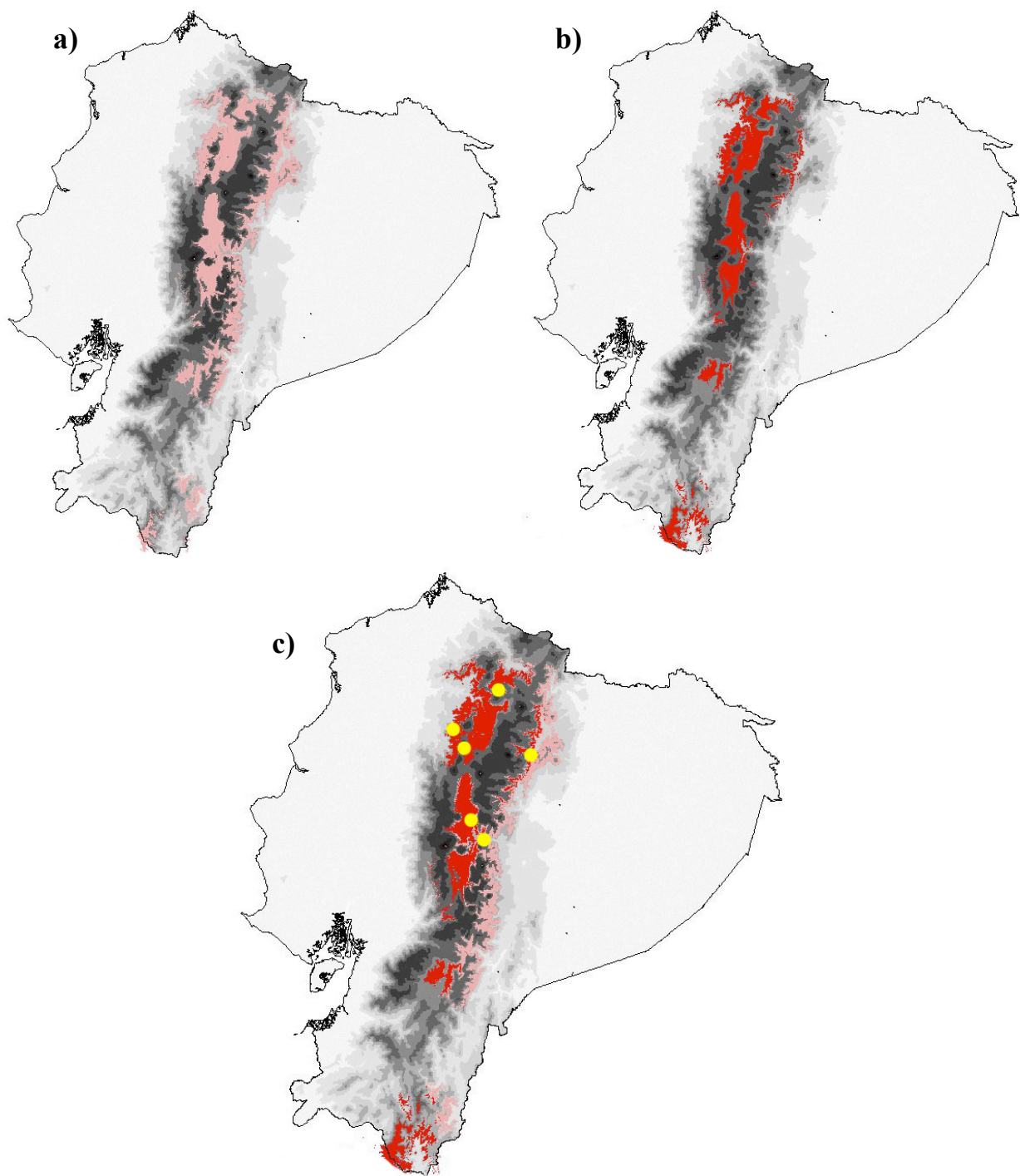


Figura 1. Mapas de distribución de *Oxyallagma dissidens* producidos por MAXENT para el **a)** presente, **b)** futuro (SRES A2A-CGCM 2.0) **c)** presente y futuro. Los puntos amarillos son los registros de presencia.

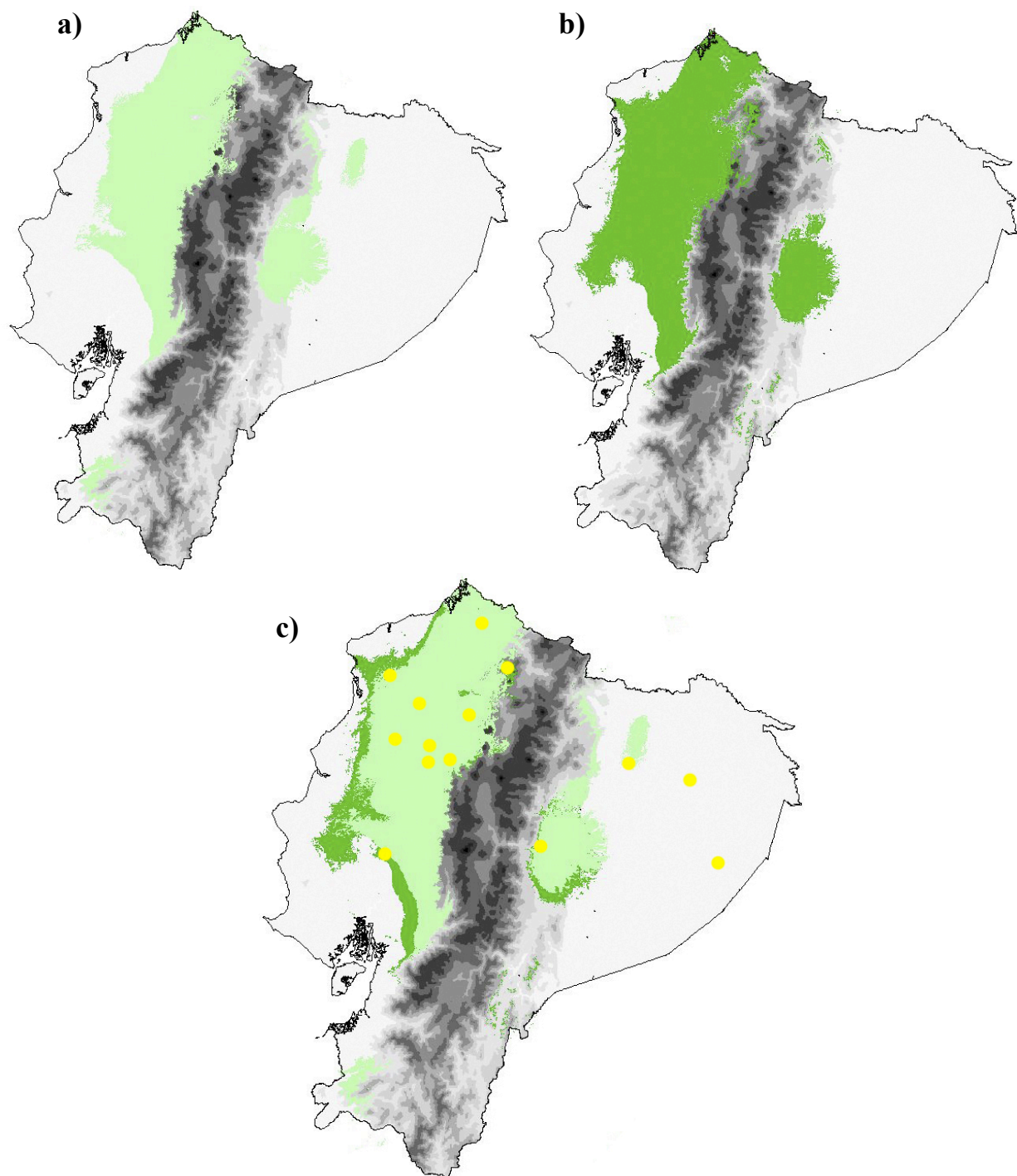


Figura 2. Mapas de distribución de *Erythrodiplox fusca* producidos por MAXENT para el a) presente, b) futuro (SRES A2A-CGCM 2.0) c) presente y futuro. Los puntos amarillos son los registros de presencia

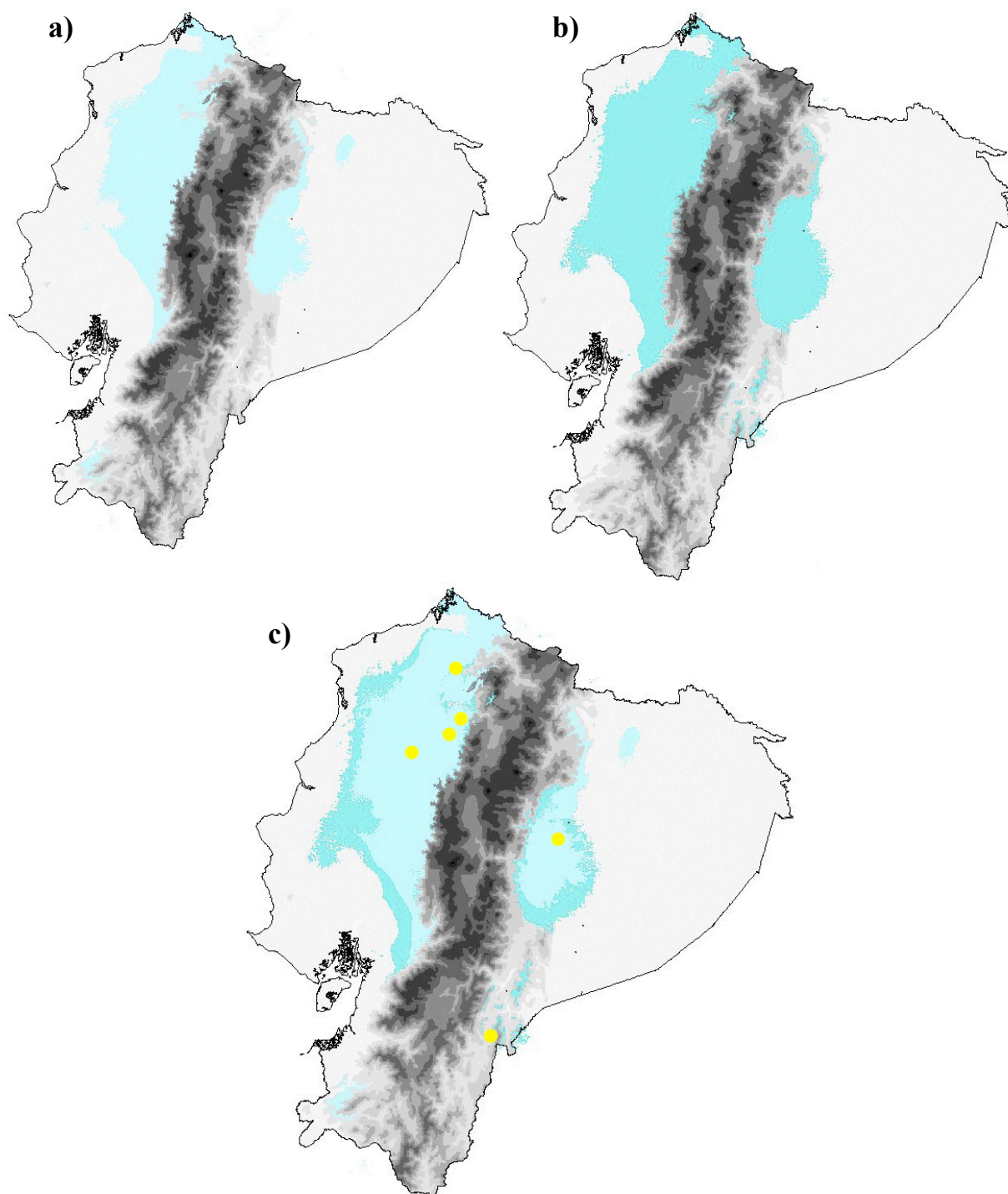


Figura 3. Mapas de distribución de *Hetaerina sanguinea* producidos por MAXENT para el
a) presente, b) futuro (SRES A2A-CGCM 2.0) c) presente y futuro. Los puntos amarillos
son los registros de presencia.

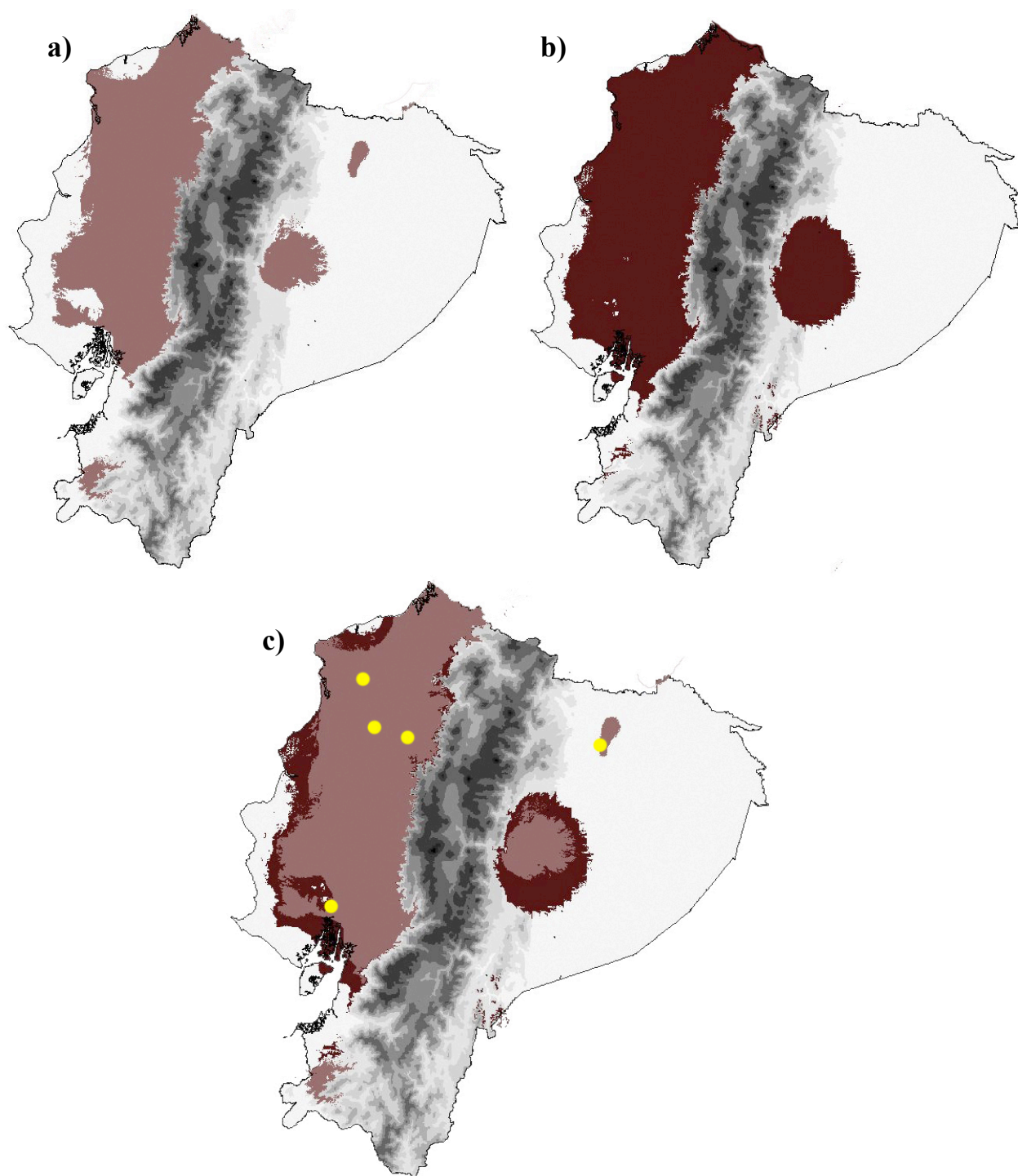


Figura 4. Mapas de distribución de *Erythrodiplax umbrata* producidos por MAXENT para el **a)** presente, **b)** futuro (SRES A2A-CGCM 2.0) **c)** presente y futuro. Los puntos amarillos son los registros de presencia.

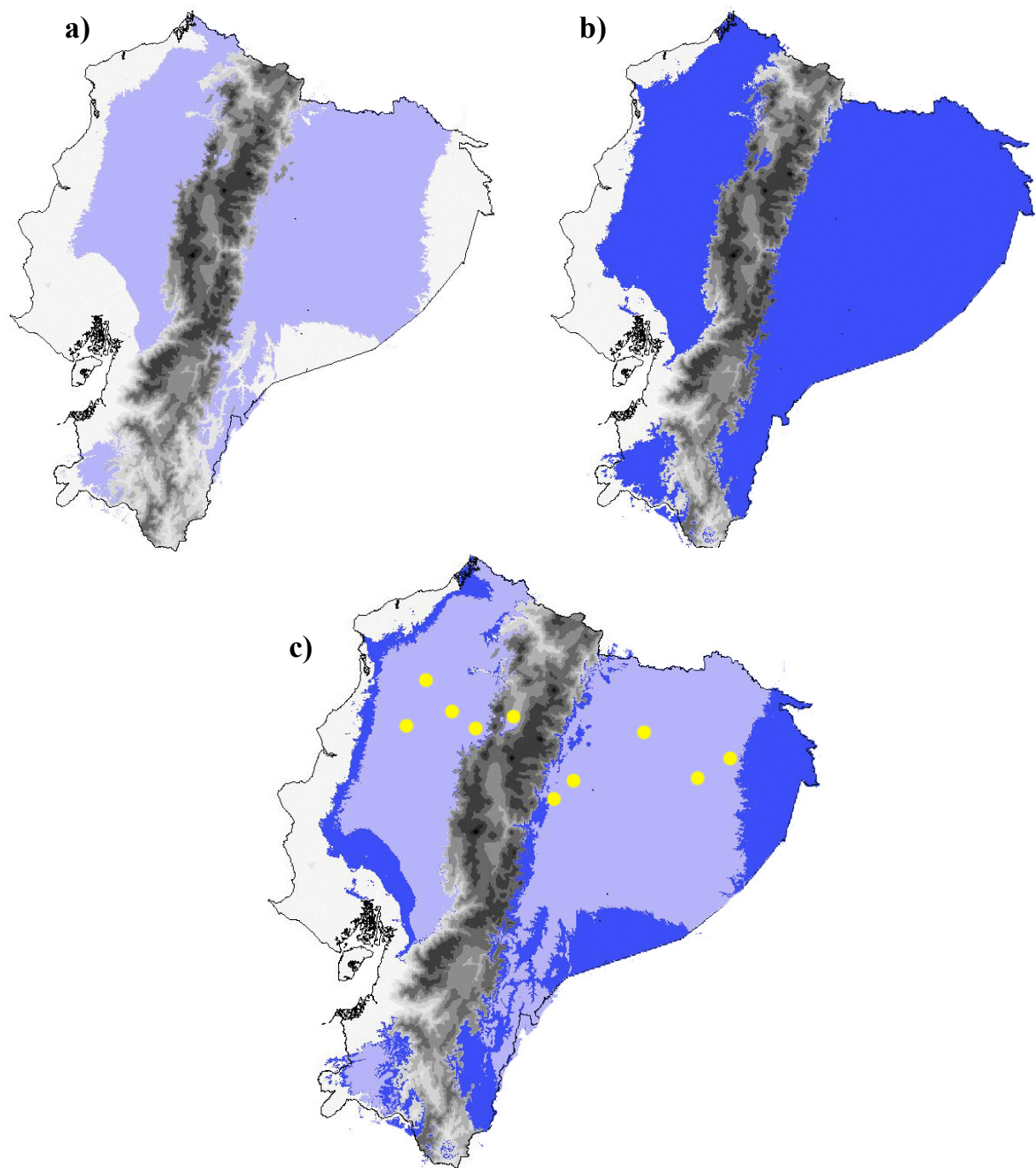


Figura 5. Mapas de distribución de *Orthemis ferruginea* producidos por MAXENT para el a) presente, b) futuro (SRES A2A-CGCM 2.0) c) presente y futuro. Los puntos amarillos son los registros de presencia.

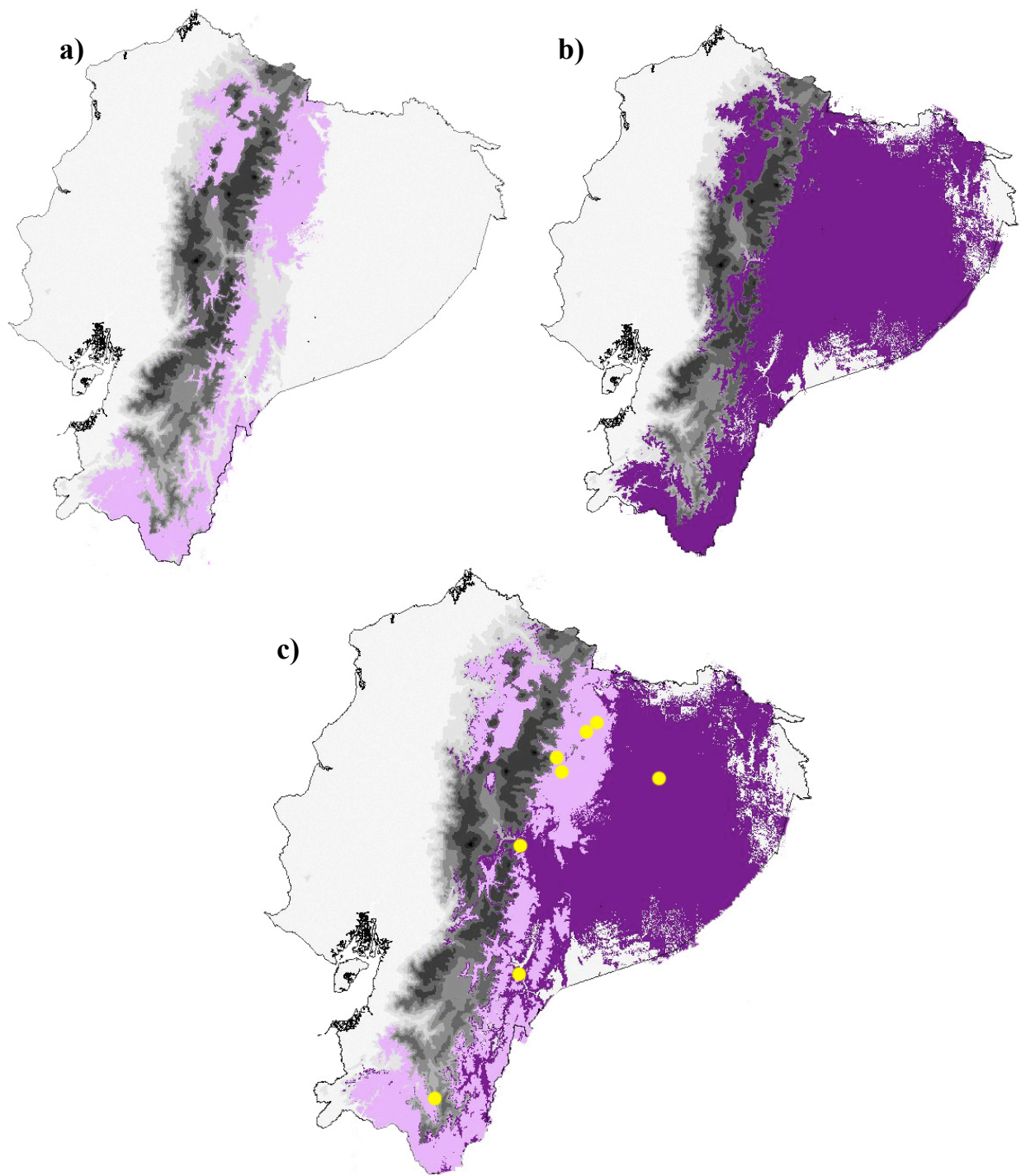


Figura 6. Mapas de distribución de *Erythrodiplox ines* producidos por MAXENT para el **a)** presente, **b)** futuro (SRES A2A-CGCM 2.0) **c)** presente y futuro. Los puntos amarillos son los registros de presencia.

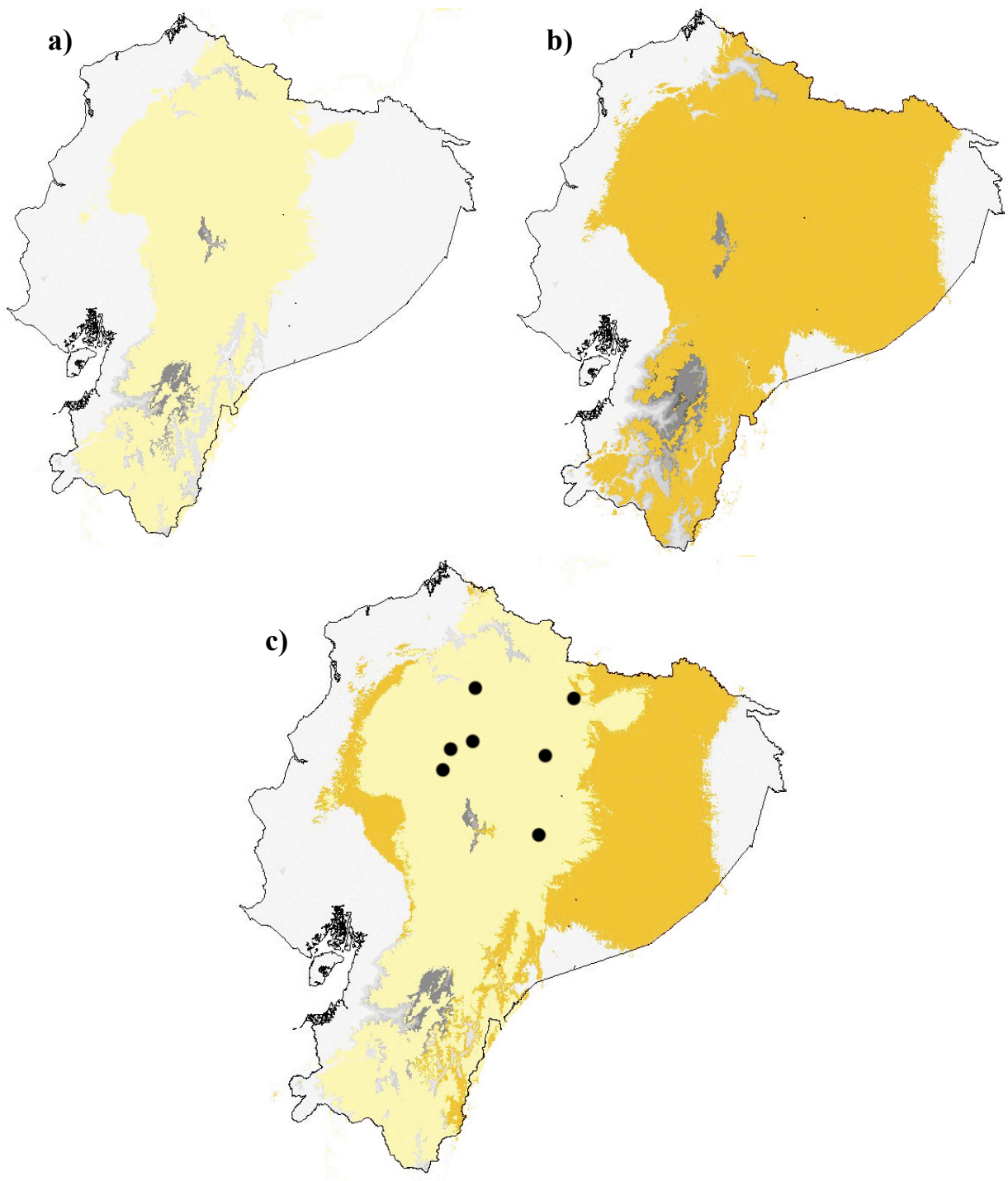


Figura 7. Mapas de distribución de *Argia medullaris* producidos por MAXENT para el **a)** presente, **b)** futuro (SRES A2A-CGCM 2.0) **c)** presente y futuro. Los puntos negros son los registros de presencia.

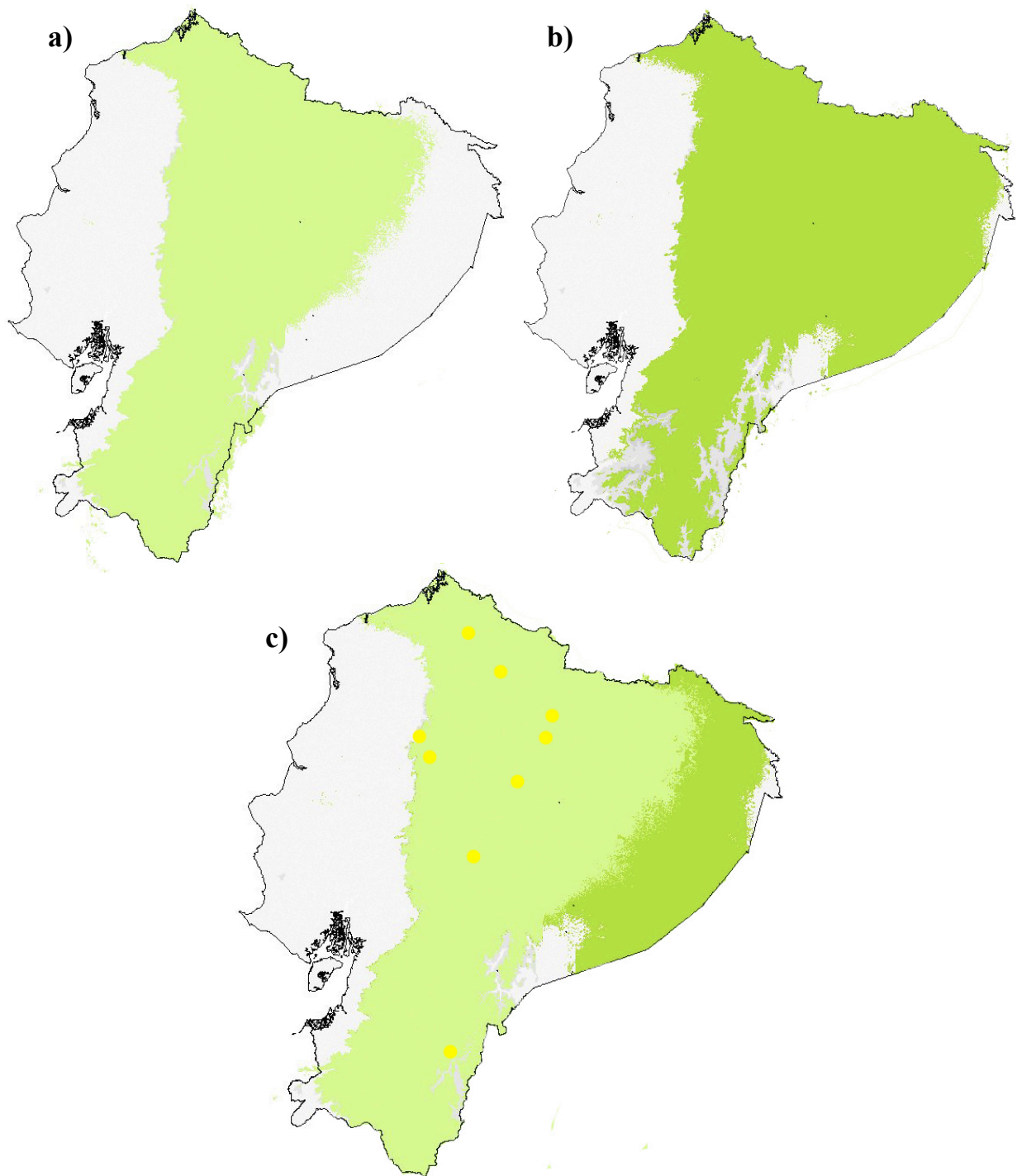


Figura 8. Mapas de distribución de *Cannaphila vibex* producidos por MAXENT para el **a)** presente, **b)** futuro (SRES A2A-CGCM 2.0) **c)** presente y futuro. Los puntos amarillos son los registros de presencia.

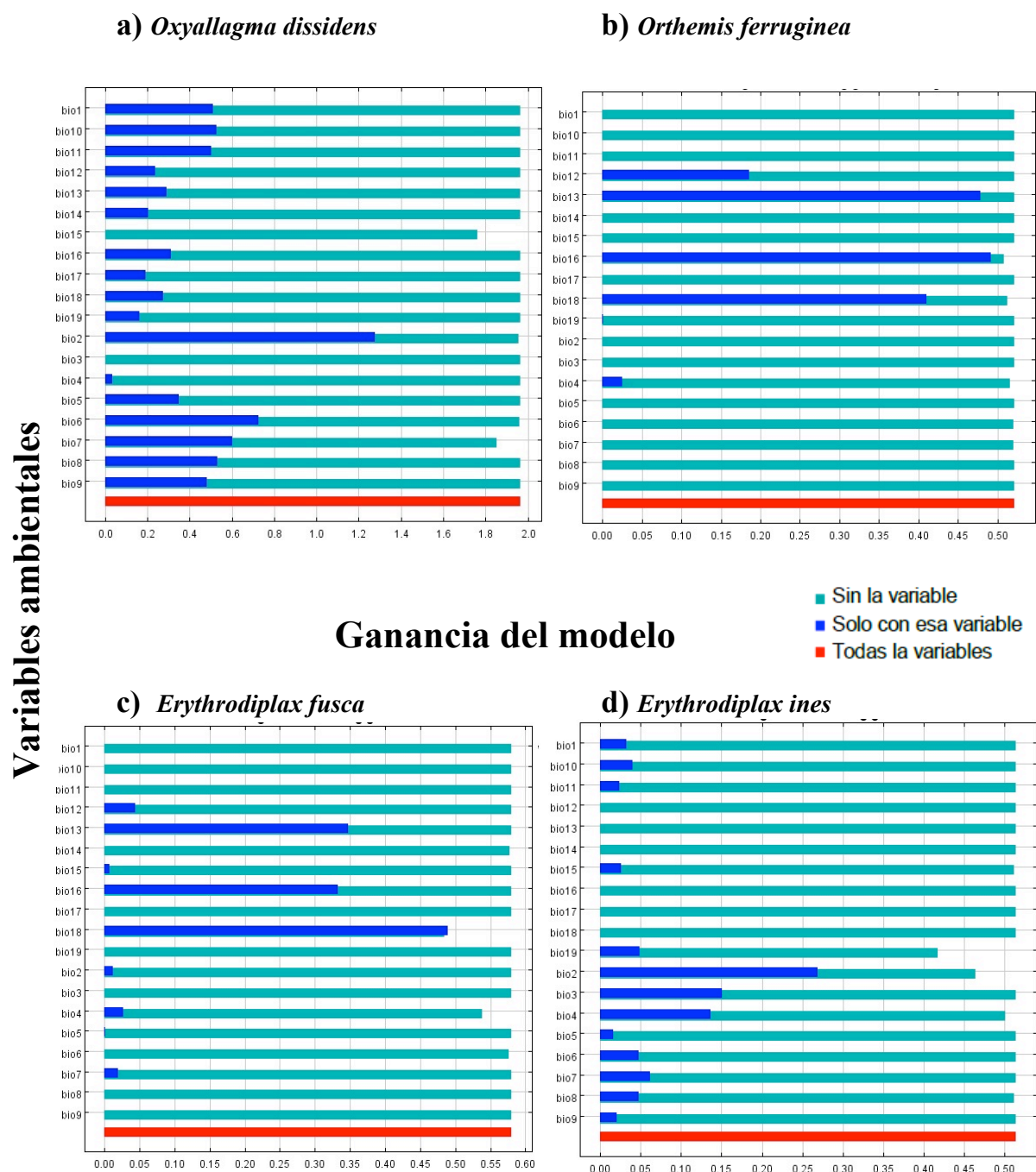


Figura 9. Resultados de la prueba Jackknife, prueba de importancia de las variables ambientales.

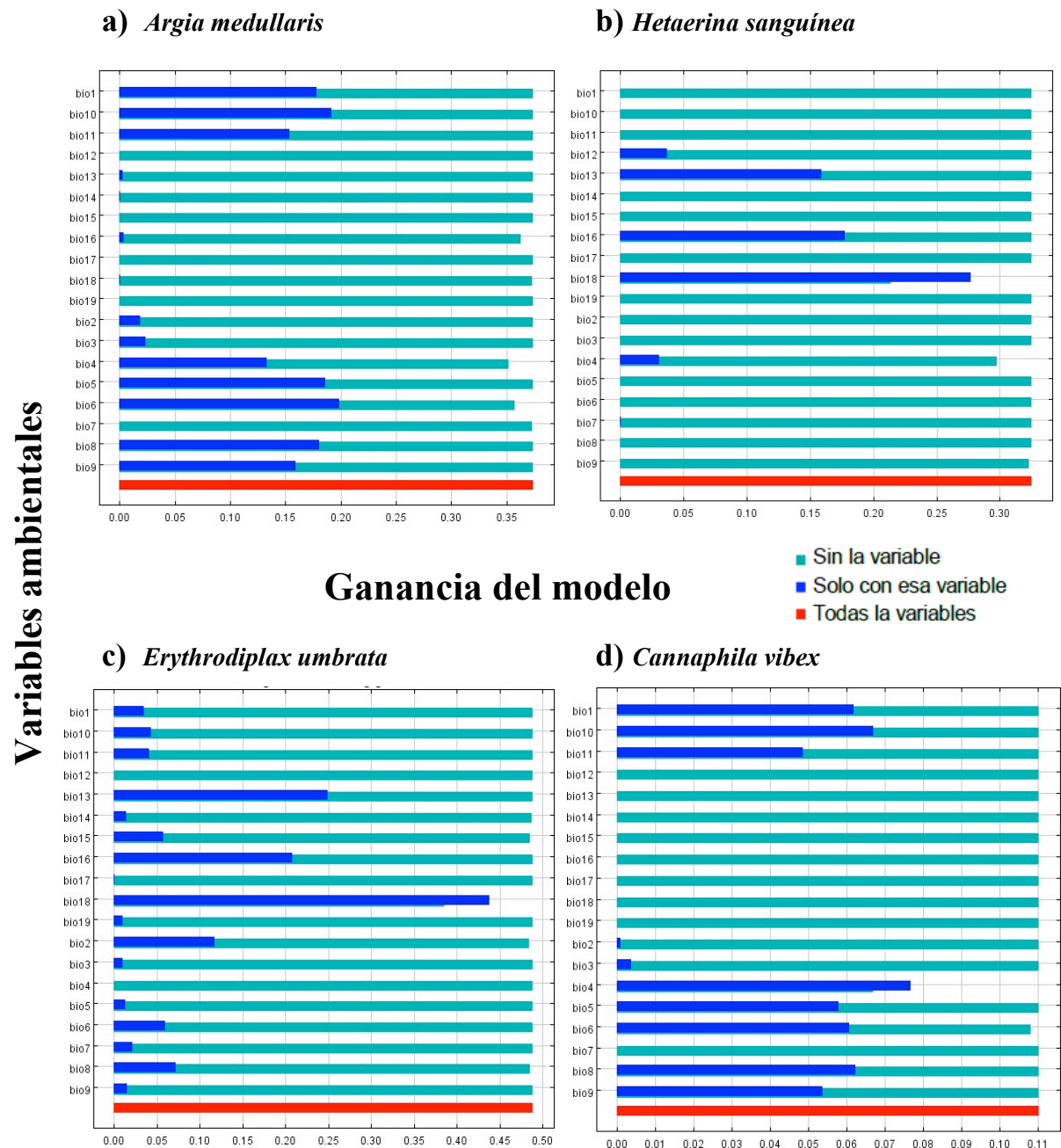


Figura 10. Resultados de la prueba Jackknife, prueba de importancia de las variables ambientales.

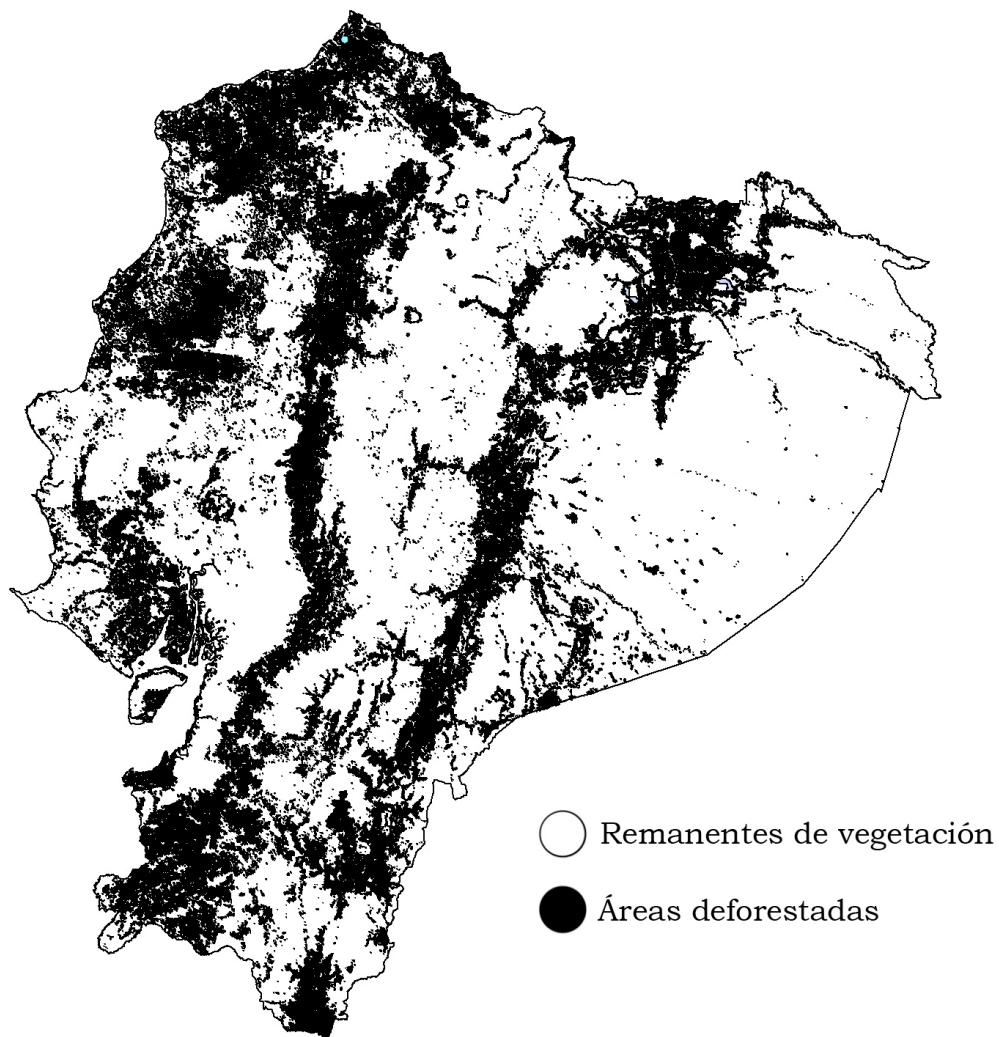


Figura 11. Mapa de deforestación del Ecuador. Datos tomados por el Ministerio del Ambiente del Ecuador entre el periodo de 1990 y el 2008.

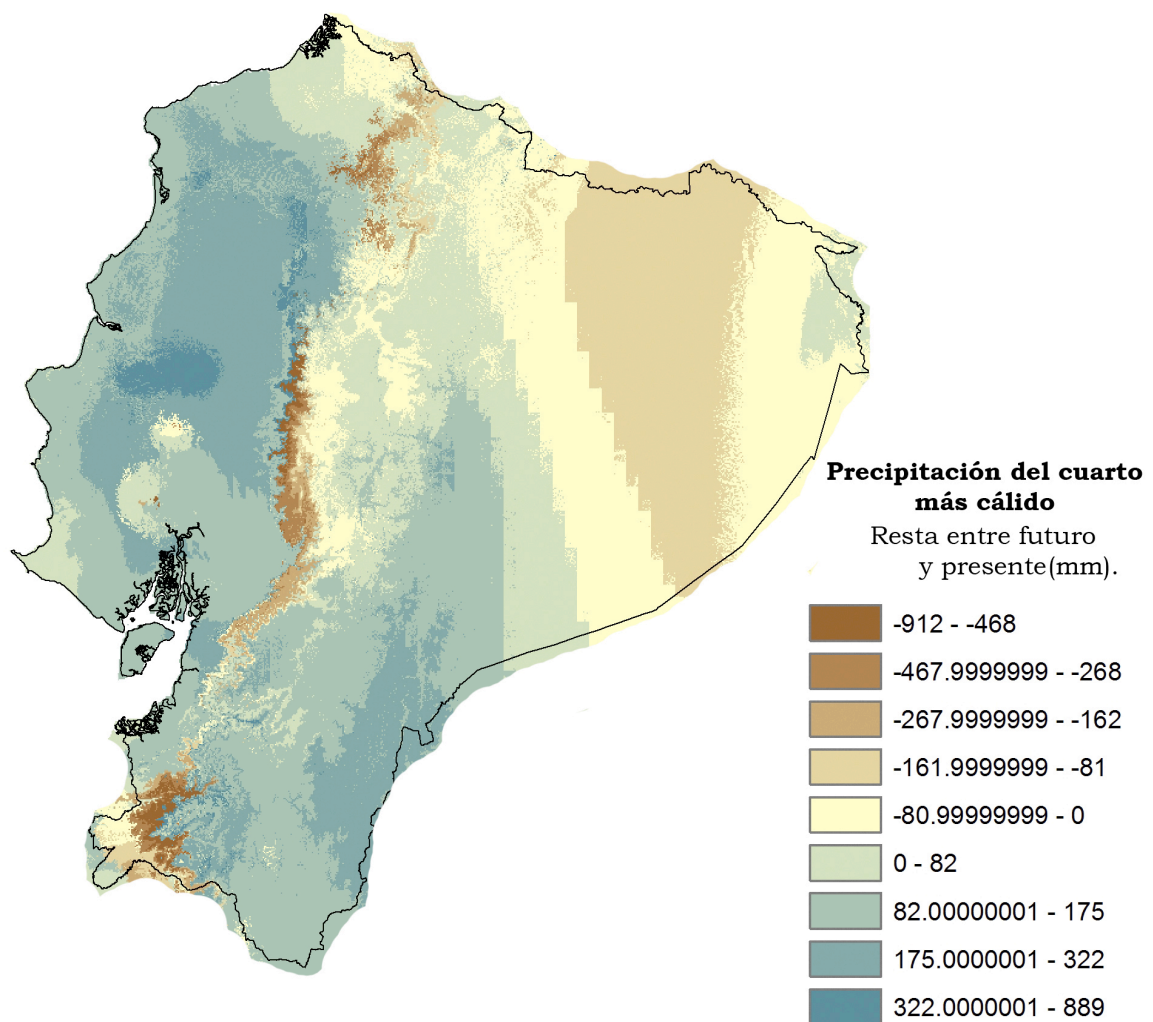


Figura 12. Mapa de la diferencia entre los resultados futuros y presentes de la variable “Precipitación del cuarto más cálido (18)”. Las regiones pintadas de café oscuro presentarán disminución en la precipitación a futuro, mientras que las regiones azules sufrirán los aumentos más significativos.

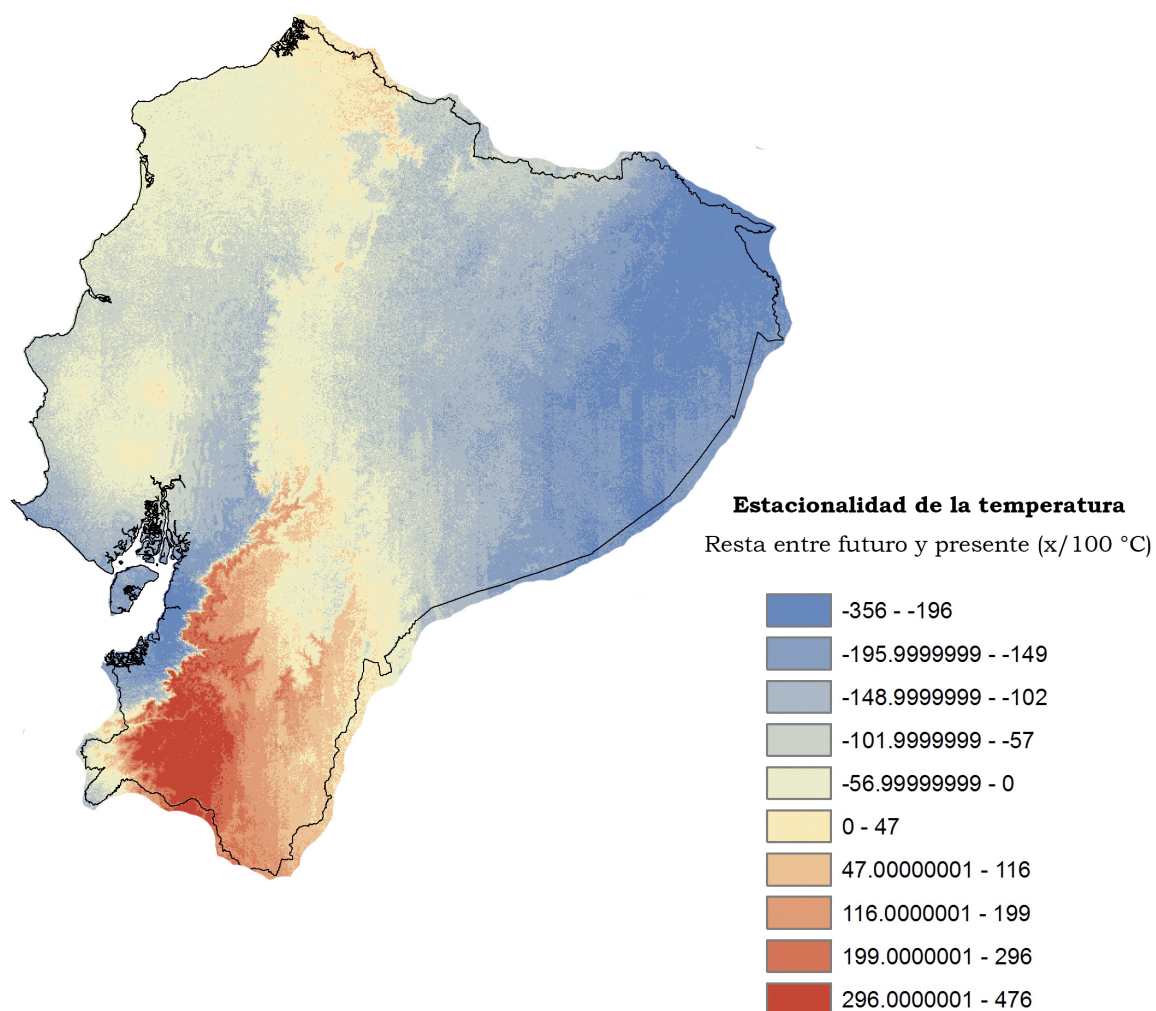


Figura 13. Mapa de la diferencia entre los resultados futuros y presentes de la variable “Estacionalidad de la temperatura (4)”. Las regiones pintadas de azul presentarán una menor variación en la estacionalidad a futuro, osea que tendrán una temperatura más estable. Mientras que las regiones rojas tendrán una temperatura más variable.

11. TABLAS

Tabla 1. Variables ambientales usadas en el modelo MAXENT.

Variables medioambientales	
1	Temperatura media anual
2	Rango de temperatura media anual
3	Isotermalidad
4	Estacionalidad de la temperatura
5	Máxima temperatura del mes más cálido
6	Mínima temperatura del mes más frío
7	Rango anual de temperatura
8	Temperatura media del cuarto más húmedo
9	Temperatura media del cuarto más seco
10	Temperatura media del cuarto más cálido
11	Temperatura media del cuarto más frío
12	Precipitación anual
13	Precipitación del mes más húmedo
14	Precipitación del mes más seco
15	Estacionalidad de la precipitación
16	Precipitación del cuarto más húmedo
17	Precipitación del cuarto más seco
18	Precipitación del cuarto más cálido
19	Precipitación del cuarto más frío

Tabla 2. Los valores AUC para todas las especies fueron mayores a 0,75, demostrando un buen ajuste del modelo.

Especies	AUC
<i>Oxyallagma dissidens</i>	0.984
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	0.923
<i>Orthemis ferruginea</i>	0.882
<i>Erythrodiplax fusca</i>	0.843
<i>Erythrodiplax ines</i>	0.866
<i>Argia medullaris</i>	0.881
<i>Hetaerina sanguinea</i>	0.824
<i>Cannaphila vibex</i>	0.754

Tabla 3. Porcentaje de contribución de las Variables Ambientales al modelo MAXENT, para las ocho especies de libélulas.

		<i>O.dissidens</i>	<i>O.ferruginea</i>	<i>E.fusca</i>	<i>E.ines</i>	<i>A.medullaris</i>	<i>H.sanguinea</i>	<i>E.umbrata</i>	<i>C.vibex</i>
Variables medioambientales		Porcentaje de contribución							
1	Temperatura media anual	0	0	0	0	0	1,8	0	0
2	Rango de temperatura media anual	50,2	0,9	0	65	5,7	0	1	0
3	Isotermalidad	0	0	0	0	0	0	0	0
4	Estacionalidad de la temperatura	0	2,3	7,2	12	12,8	5,7	0	45,7
5	Máxima temperatura del mes más cálido	0	0	0	0	4,4	0	0	0
6	Mínima temperatura del mes más frío	36,7	0,6	0,4	0	14	0	0	1,8
7	Rango anual de temperatura	4,5	0,1	0	0	0,4	0	0	0
8	Temperatura media del cuarto más húmedo	1,2	0	0	4,6	7	0	2,7	8,1
9	Temperatura media del cuarto más seco	0	0	3,2	0	0	0,3	0	0
10	Temperatura media del cuarto más cálido	0	0,1	0	0	37,9	0	0	44,4
11	Temperatura media del cuarto más frío	0	0	0	0	0	0	0	0
12	Precipitación anual	0	0	0	0	0	0	0	0
13	Precipitación del mes más húmedo	0	0	0	0	0	0	0	0
14	Precipitación del mes más seco	0	0	0,9	0	0	0	0,8	0
15	Estacionalidad de la precipitación	7,4	0	0	0,3	0	0	10,7	0
16	Precipitación del cuarto más húmedo	0	76	0	0	17,2	0	0	0
17	Precipitación del cuarto más seco	0	0	0	0	0	0	0	0
18	Precipitación del cuarto más cálido	0	20	88	0	0,6	92,3	84,9	0
19	Precipitación del cuarto más frío	0	0	0,3	18	0	0	0	0

Tabla 4. Valores de la prueba de contraste de hipótesis del valor de “p”.

**= altamente significativo , * = significativo, n/s = no significativo

Especies	Valor de “p”	
<i>Oxyallagma dissidens</i>	0.000015	**
<i>Orthemis ferruginea</i>	0.000188	**
<i>Erythrodiplax fusca</i>	0.000015	**
<i>Erythrodiplax ines</i>	0.084352	n/s
<i>Argia medullaris</i>	0.092258	n/s
<i>Hetaerina sanguinea</i>	0.014951	*
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	0.621422	n/s
<i>Cannaphila vibex</i>	0.000042	**

12. ANEXOS

Anexo 1. Fotografías de las ocho especies de libélulas estudiadas.



Oxyallagma dissidens – Foto: Jim Johnson.



Orthemis ferruginea - Foto: Creative Commons.



Erythrodiplax fusca - Foto: Tom Kompier.



Erythrodiplax ines - Foto: Jim Johnson.



Argia medullaris - Foto: Martin Reid.



Hetaerina sanguinea - Foto: Jim Johnson.



Erythrodiplax umbrata - Foto: Tripp Davenport.



Cannaphila vibex - Foto: Jim Johnson.

PARA GRADOS ACADÉMICOS DE LICENCIADOS (TERCER NIVEL)

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

DECLARACIÓN y AUTORIZACIÓN

Yo, Lucas Mateo Bustamante Enríquez, C.I. 1719184457, autor del trabajo de graduación intitulado: **“Efectos del cambio climático en la distribución de libélulas (Insecta : Odonata) en el Ecuador”**, previa a la obtención del grado académico de **LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en la **Facultad de Ciencias Exactas y Naturales**:

1. Declaro tener pleno conocimiento de la obligación que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior, de entregar a la SENESCYT en formato digital una copia del referido trabajo de graduación para que sea integrado al Sistema Nacional de Información de la Educación Superior del Ecuador para su difusión pública respetando los derechos de autor.
2. Autorizo a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través de sitio web de la Biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de Universidad.

Quito, 7 de mayo del 2013

A handwritten signature in black ink, consisting of a large, stylized 'L' and 'B' intertwined, with horizontal strokes below.

Sr. Lucas Mateo Bustamante Enríquez

C.I. 1719184457